

Berichte
aus dem
Institut für Meereskunde
an der
Christian-Albrechts-Universität Kiel
Nr.191

**DIE BENTHISCHE CILIATENFAUNA BEI GABELSFLACH (KIELER BUCHT)
UND DEREN BEEINFLUSSUNG DURCH BAKTERIEN**

- Eine Studie über Menge, Biomasse, Produktion, Bakterieningestion
und Ultrastruktur von Mikroorganismen -

**Benthic ciliates of Gabelsflach (Kiel Bay)
and the influence upon them by bacteria**

**A study of abundance, biomass, production, ingestion of
bacteria and ultrastructure of microorganisms -**

DOI 10.3289/IFM_BER_191

von

HERMANN SICH

Kopien dieser Arbeit können bezogen werden von:

Institut für Meereskunde
Abt. Marine Mikrobiologie
Düsternbrooker Weg 20
D-2300 Kiel 1

FRG

ISSN 0341-8561

Zusammenfassung

Die benthische Ciliatenfauna und deren Beeinflussung durch Sedimentbakterien wurde über einen Zeitraum von 2,5 Jahren bei zwei benachbarten Stationen eines sublitoralen Sandgebietes der Kieler Bucht - dem Gabelsflach - in 10 und 12 m Wassertiefe untersucht.

Die Ciliatengemeinschaften zeigen im Jahresgang eine nahezu gleichbleibende Zusammensetzung bezüglich der vorgefundenen Gattungen. Es kommen im Untersuchungsgebiet mindestens 40 Ciliaten-Typen vor. Eine detaillierte Artenanalyse konnte nicht vorgenommen werden. Die Ciliatengemeinschaft läßt sich in "Kleinformen" (um $1200 \mu\text{m}^3$ Zellvolumen), "mittelgroße" Formen (um $20000 \mu\text{m}^3$) und "sehr große" Ciliaten (um $360000 \mu\text{m}^3$) einteilen. Besonders auffällig sind Ciliaten der Familie der Trachelocercidae sowie die Gattungen Remanella und Kentrophorus. Ein eindeutiger, wiederholt auftretender Zusammenhang zwischen ihrer Abundanz und zeitgleich erfaßten Begleitparametern, z.B. dem Redox-Potential, ist nicht feststellbar.

Den Hauptanteil an der Gesamtciliatenzahl mit durchschnittlich 80% bilden bei jeder Untersuchung nicht näher identifizierte kleine Ciliaten ($< 30 \mu\text{m}$ Länge). Unter den näher bestimmten Formen (20 % der Gesamtzahl) ist die Familie der Trachelocerciden mit etwa 50 % vertreten.

Die erstmalig für Ciliatengemeinschaften der Kieler Bucht vorgenommenen Abundanzbestimmungen ergaben durchschnittlich 20 ± 2 Individuen/Gramm Trockengewicht Sandsediment (N/g Tg). Während des Jahresgangs traten 1986 und 1987 hohe Abundanzen von mehr als 30 Ciliaten /g Tg regelmäßig im Mai und im August auf. Das Minimum mit weniger als 10 Ciliaten/g Tg fand sich im Februar/März. Von diesem niedrigen Niveau stieg die Ciliatenzahl im April auf den Durchschnittswert an. Eine Abnahme war erst wieder im Dezember/Januar zu verzeichnen. Von Mai bis September 1988 lagen die Abundanzwerte niedriger als in den beiden Vorjahren.

"Kleine" Ciliaten ($< 30 \mu\text{m}$ Länge) stellen durchschnittlich 78 % (10 m, Station 1) bzw. 85 % (12 m, Station 2) der Gesamtciliatenzahl (GCZ). "Mittelgroße" Ciliaten (um $200 \mu\text{m}$) bilden 21 % bzw. 13 % und "große" Ciliaten (um $1000 \mu\text{m}$) 1 bzw. 2 % der GCZ. Überwiegend bakterivore Ciliaten sind bei Station 1 und 2 während des gesamten Jahres mit 52 % bzw. 56 % an der GCZ vertreten, überwiegend carnivore Ciliatenformen mit 1 %, überwiegend herbivore mit 31 % bzw. 29 % und omnivore mit 15 % bzw. 13 %. Die aus Volumenberechnungen resultierende Biomasseabschätzung ergibt für Station 1 durchschnittlich $0,020 \pm 0,003 \mu\text{g}$ Ciliatenkohlenstoff (CC)/g Tg; für Station 2 liegt der Wert fast gleich hoch mit $0,017 \pm 0,003 \mu\text{g}$ CC/g Tg. Von dieser Biomasse stellen die "mittelgroßen" Ciliaten (um $20000 \mu\text{m}^3$ -Zellvolumen) den größten Anteil, bei Station 1 58 % und bei Station 2 43 %. Die "kleinen" Ciliaten ($1200 \mu\text{m}^3$) bilden 23 % bzw. 28 % und die "großen" Ciliaten ($360000 \mu\text{m}^3$) 19 % bzw. 29 % der Gesamtciliatenbiomasse. Die Ciliatenbiomasse erreicht ihr Maximum im Herbst.

Unter der Voraussetzung, daß Ciliaten im Sediment zu keiner Zeit nahrungslimitiert sind, ergibt sich ein Produktion/Biomasse-Wert (P/B) von 260. Die höchste Produktion findet im Sommer statt. Die mittlere Verdopplungszeit der gesamten Ciliatengemeinschaft beträgt ca. 1,4 Tage. Die Verdopplungszeit kann jedoch während des Jahres - hauptsächlich beeinflusst durch die Temperatur - zwischen 0,7 und 67 Tagen schwanken.

Für Sedimentbakterienpopulationen liegt die "Generationszeit" ebenfalls bei wenigen Tagen. Die mittlere Bakterienbiomasse beträgt im Sandsediment bei Gabelsflach $12 \mu\text{gC/g Tg}$ und der aus dem Biomassezuwachs für Sedimentbakterien errechnete "P/B"-Wert 190. Die Bakterienbiomasse übertrifft die Ciliatenbiomasse durchschnittlich um das 500-fache. Das Gros der Sedimentbakterien - 85 % der Zellzahl - stellen Bakterien $\leq 1,5 \mu\text{m}$ Länge ("kleine Bakterien"). Nicht an Partikel angeheftete Bakterien, die im interstitiellen Porenwasser frei beweglich sind, machen von der Gesamtbakterienzahl (durchschnittlich 9×10^8 Zellen /g Tg) zwischen 1 % und 19 % aus.

Der Prozentsatz der sich in Teilung befindlichen Bakterienzellen (FDC) liegt zwischen 1 % und 4 %.

Bei "Fütterungsexperimenten" mit fluoreszenzmarkierten Bakterien konnten ausschließlich die im Umgebungswasser suspendierten Zellen von den Ciliaten aufgenommen werden. An Sedimentkörnern anhaftende Bakterien wurden nicht ingestiert. Somit scheinen bakterivore Ciliaten des Sandsediments auf die im Porenwasser vorhandenen Bakterien als Nahrung angewiesen zu sein.

Während der "Fütterungsexperimente" konnte das Auftreten von Bakterien in den Nahrungsvakuolen der Sedimentciliaten beobachtet werden. Die durchschnittliche Aufnahmerate lag zwischen 1 und 5 % der Ciliatenbiomasse pro Stunde, maximal waren es bis zu 20 %/h.

In den Nahrungsvakuolen der Trachelocerciden wurden Bakterien in teilweise angedautem Zustand mit Hilfe der TEM-Analyse sichtbar, was auf ihre Verwertbarkeit als Nahrung hindeutet. In Nahrungsvakuolen der überwiegend sich herbivor ernährenden Ciliatengattung *Frontalia* fehlten dagegen Bakterien. Die in den Trachelocerciden - carnivor/omnivoren Ciliaten - vorgefundenen Bakterien nahmen ca. 7 % des Körpervolumens des Ciliaten ein. Bei kleinen bakterivoren Ciliaten wurde der entsprechende Anteil auf 30 % geschätzt.

In den gesamten Sandgebieten der Kieler Bucht (10-12 m Wassertiefe und 20 cm Sedimentstärke) würden die Sedimentciliaten im Jahr ca. 100 Tonnen Kohlenstoff bilden können. Sie wären in der Lage, rund 50 % des jährlich von den Porenwasserbakterien ($> 1,5 \mu\text{m}$ Länge, nicht festgeheftete "große" Zellen) gebildeten Biomassezuwachses - ca. 730 Tonnen Kohlenstoff - zu konsumieren. Sie würden damit einen ganz entscheidenden Einfluß auf diesen Teil der Bakterienflora ausüben.

Summary

To characterize the role and impact of benthic ciliates on benthic bacterial populations, sediment samples were taken from a sublittoral marine sandy environment and analysed over a period of 2.5 years. The abundance and biomass of both groups of microorganisms was measured at short time intervals by parallel measurements which permitted statistical analysis. It was possible to detect the seasonal variation of number, biomass, size-class and trophic group of benthic ciliates at two different water depths (10 and 12 m). From these data the production and the P/B-ratio of the microorganisms was calculated to characterize their importance within the ecosystem. For the entire ciliate community the P/B-ratio was 260 and for the bacterial population 190.

Simultaneously 7 other parameters (temperature and salinity of the water column, wind-stress, sediment temperature, sediment density, redox-potential, and organic matter in the sediment) were measured. Especially the number, biomass, size-class and location of bacteria in the sediment were detected in situ to investigate their impact on ciliates. From all parameters only temperature had an important indirect effect on the reproduction-rate of the ciliates by minimizing it.

Bacterivorous ciliates had no food limitation in the sediments. Benthic ciliates were able to ingest only the free floating part of the bacteria in the interstitial water, not the attached part, which was the majority (about 90 %). The ciliates themselves were exposed to a considerable reduction by metazoa, which were also ciliates, and hydrodynamic perturbations. In spite of this ciliates were able to adjust number and species composition very rapidly through reproduction, on average within 1.4 days.

In laboratory experiments the uptake of fluorescent-labelled (DTAF) bacteria was observed in the food vacuoles of benthic ciliates. An average and maximum uptake-rate was calculated. This ranged between 1 % and 20 % of the ciliate biomass per hour. The digestion of the bacteria in the food vacuoles was examined by TEM-analysis. About 7% of the body volume was filled with bacteria in omnivorous ciliates and about 30 % in bacterivorous forms. Combined with the field observations the results from the analysis in vitro provide more detailed knowledge of the food interactions and the importance of microorganisms in marine sediments.

Danksagung

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Gerhard Rheinheimer, danke ich für die Betreuung der Arbeit, seine stetige Diskussionsbereitschaft sowie die zahlreichen Anregungen zu verschiedenen Aspekten dieser Arbeit.

Die elektronenoptischen Arbeiten wären ohne die praktische Hilfe von Herrn Dr. Rolf Schmaljohann nicht möglich gewesen. Hierfür und für die gute Arbeitsatmosphäre im Labor bin ich Ihm dankbar.

Für die kritische Diskussion der Produktionsberechnungen danke ich Herrn Priv. Doz. Dr. Gerhard Graf, ebenso wie für manche Anregung zur Ausgestaltung dieser Arbeit.

Herrn Prof. Dr. Tom Fenchel (Helsingør, Dänemark) sei an dieser Stelle für die Hilfe bei der Bestimmung der Ciliaten und sein Interesse an der Arbeit sowie dem mehrfach mir ermöglichten Aufenthalt in Dänemark gedankt.

Für die Unterstützung bei "Computerproblemen" danke ich Herrn cand. rer. nat. Jakob Bielfeldt sowie den Diplom-Biologen Mark Prein und Jan-Michael Vakily.

Die zahlreichen Probennahmen wären ohne die Mannschaft der Forschungsbarkasse "Sagitta" und ihre ständige Einsatzbereitschaft nicht zustande gekommen.

Besonderer Dank gilt Herrn Realschullehrer Jens Ramcke, speziell bei der Ausführung der halbschematischen Zeichnungen. Ihm und Herrn cand. rer. nat. Günter Böhm danke ich für die formale Durchsicht der Arbeit und ihre Unterstützung in der Endphase.

Diese Dissertation wurde dankenswerterweise 2,5 Jahre von der Studienstiftung des deutschen Volkes gefördert.

INHALTSVERZEICHNIS

Abkürzungen

	Seite
1. Einleitung	1
2. Untersuchungsareal und -zeitraum	4
2.1 Auswahlkriterien der beprobten Stationen	4
2.2 Charakterisierung des Untersuchungsgebietes	5
3. Material und Methoden	7
3.1 Probenentnahme am Standort Gabelsflach	7
3.2 Hydrographisch - chemische Messungen	8
3.2.1 Messung des Redoxpotentials und der "Sedimentdichte"	8
3.2.2 Ermittlung des Wassergehalts und der Menge an organischer Substanz im Sediment	9
3.3 Mikrobiologische Untersuchungen	11
3.3.1 Die Ciliaten-Extraktion und die Erfassung der Ciliatenfauna	11
3.3.2 Die Ermittlung der bakteriologischen Parameter	14
3.4 Biometrie und Biomasse der untersuchten Mikroorganismen	16
3.4.1 Die Kategorien für Ciliaten	16
3.4.1.1 Die Längenklasseneinteilung der Ciliaten	17
3.4.1.2 Die Einteilung der Ciliaten nach Biovoluminaklassen	17
3.4.1.3 Die Einordnung der Ciliaten nach der Ernährungsweise	18
3.4.1.4 Die Berechnung der Ciliatenproduktion	19
3.4.2 Die Kategorien für die Bakterien-Zahl und Biomasse	21
3.5 Vorbereitung und Durchführung der "Fütterungsexperimente"	23
3.5.1 Untersuchungen von Ciliaten des Standortes Gabelsflach	24
3.5.1.1 Vorbehandlung der Ciliaten	24
3.5.1.2 Markierung der Futterbakterien mit Aminofluorescein	25
3.5.2 Experimente mit Ciliatenkulturen und Sedimentciliaten in Dänemark	28
3.6 Transmissionselektronenmikroskopische Präparation	29

	Seite
4. Ergebnisse	30
4.1 Die qualitative Zusammensetzung der Ciliatenfauna	33
4.2 Die quantitativen Aspekte der Ciliatengemeinschaften	43
4.3 Die berechneten "Generationszeiten" der Ciliatengemeinschaften, ihre Produktion und ihr P/B-Verhältnis	55
4.4 Die quantitativen Aussagen über die Bakterienflora	71
4.5 Die Wirkung der Einzelparameter in situ auf die Ciliaten	81
4.5.1 Der Einfluß der Sedimenttemperatur	81
4.5.2 Die Auswirkung der Seewetterlage	87
4.5.3 Der Effekt von Dichteänderungen innerhalb der Wassersäule	90
4.5.4 Die Beschaffenheit des Porenraumes sowie die Wirkung von sedimen- tierten "Phytoplanktonblüten" und des Gehaltes an Kohlenstoff	92
4.5.5 Die Auswirkung der Redoxverhältnisse	100
4.6 Der Zusammenhang zwischen der Bakterien-Abundanz und Biomasse und den Sedimentciliaten in situ	105
4.7 Fütterungsexperimente von Ciliaten mit markierten Bakterien	114
4.7.1 Ergebnisse mit Sedimentciliatenpopulationen	121
4.7.2 Ergebnisse mit Ciliatenreinkulturen (Gattung Euplotes)	135
4.7.3 Berechnung der Bakterien-Aufnahmeraten für Ciliaten und ihre Ernährungsmöglichkeit über reine Bakteriendiät	144
4.8 Transmissionselektronenmikroskopische Resultate	150
5. Diskussion	
5.1 Die saisonale Veränderung der Ciliatenfauna bei Gabelsflach und ihre Ursachen	159
5.2 Interaktionen benthischer Ciliaten mit der Bakterienflora	174
5.3 Die Gesamtbetrachtung für den Kohlenstoffhaushalt der Kieler Bucht	183
Literaturverzeichnis	189
Anhang	203

Abkürzungen

Bakzahl	<u>Bakterienzahl</u> in Nahrungsvakuolen
Biom.	<u>Biomasse</u>
Biov.1-3	Ciliaten- <u>Bio</u> volumenklasse <u>1</u> bis <u>3</u>
BB	<u>Bakterien</u> biomasse
BC	Bakterienkohlenstoff
BBK.1-14	<u>Bakterien</u> biomasseklasse <u>1</u> bis <u>14</u>
BLK.1-14	<u>Bakterien</u> längenklasse <u>1</u> bis <u>14</u>
BBMG.1-3	<u>Bakterien</u> biomassegruppe <u>1</u> bis <u>3</u>
BZ	<u>Bakterienzahl</u>
C	<u>Kohlenstoff</u>
CB	<u>Ciliaten</u> biomasse
CC	Ciliatenkohlenstoff
CZ	<u>Ciliatenzahl</u>
cµm	Kubikmikrometer (= µm ³)
d	<u>Tag</u>
DTAF	5-(4,6 <u>Dichlorotriazin</u> -2-yl) <u>Amino</u> fluorescein
FDC	frequency of <u>dividing cells</u> (Häufigkeit sich teilender Bakterienzellen)
FPOWABZ	<u>frei bewegliche</u> , <u>Porenwasser</u> bakterien
GBZ	<u>Gesamt</u> bakterienzahl
GCZ	<u>Gesamt</u> ciliatenzahl
g Tg	<u>Gramm</u> <u>Trockengewicht</u> (Sediment)
h	Stunde
Kb	<u>Konfidenz</u> bereich
K1	Bruttowachstumseffektivität, Produktion/Konsumption
K2	Nettowachstumseffektivität, Produktion/Assimilation
Läkl.1-3	Ciliaten- <u>Längen</u> klasse <u>1</u> bis <u>3</u>
m	<u>Meter</u>
N	Individuenzahl
n	Zahl der Proben
n.d.	Wert nicht bestimmt
OM	<u>organisches</u> <u>Material</u>
org.C	<u>organischer</u> <u>Kohlenstoff</u>
Pop.GZ	<u>Populations</u> generationszeit

Fortsetzung Abkürzungen

Sed	<u>S</u> ediment
SedB	an Sandkörnern angeheftete <u>S</u> ediment <u>b</u> akterien
Sed.t	<u>S</u> ediment <u>t</u> emperatur
Stat. 1	<u>S</u> tation <u>1</u> , Gabelsflach, 10 m Wassertiefe
Stat. 2	<u>S</u> tation <u>2</u> , Gabelsflach, 12 m Wassertiefe
SusB	<u>s</u> uspendierte <u>B</u> akterien
Teilz.	Zahl der Ciliaten, die sich in Zellteilung befanden
TEM	<u>T</u> ransmissionselektronen <u>m</u> ikroskop
Tg	<u>T</u> rockengewicht
T/S	<u>T</u> emperatur/ <u>S</u> alzgehalt
t°C	<u>T</u> emperatur in Grad Celsius
Vak	<u>V</u> akuole
Vakzahl	<u>V</u> akuolen <u>anzahl</u> im Ciliat
Vol	<u>V</u> olumen
WG	<u>W</u> assergehalt

Spezielle Abkürzungen für Ciliaten

CDZ	<u>C</u> ondylostoma- <u>A</u> nzahl
FZ	<u>F</u> rontonia- <u>A</u> nzahl
GEZ	<u>G</u> eleia- <u>A</u> nzahl
KZ	<u>K</u> entrophorus- <u>A</u> nzahl
LZ	<u>L</u> oxophyllum- <u>A</u> nzahl
LVZ	<u>L</u> oxophyllum <u>v</u> ermiforme - <u>A</u> nzahl
PZ	<u>P</u> seudoprorodon- <u>A</u> nzahl
RZ	<u>R</u> emanelia- <u>A</u> nzahl
TZ	<u>T</u> rachelocerciden- <u>A</u> nzahl
bakz	<u>b</u> akterivore Ciliaten <u>zahl</u>
carz	<u>c</u> arnivore Ciliaten <u>zahl</u>
herz	<u>h</u> erbivore Ciliaten <u>zahl</u>
omnz	<u>o</u> mnivore Ciliaten <u>zahl</u>

1. Einleitung

Für die Erforschung und Bewertung der wechselseitigen Beziehungen zwischen Organismen ist die Kenntnis der Vorgänge im Nahrungsnetz von zentraler Bedeutung. Auch für die heterogene Gruppe der Protozoen stehen nach wie vor Fragen bezüglich des Nährstoff- und Energieflusses im Vordergrund. Unter den Protozoen sind im Pelagial heterotrophe Flagellaten (Fenchel 1982 a, b, c, d) zusammen mit Ciliaten (Smetacek 1981) von Wichtigkeit. Sie stellen einen ubiquitären und zahlenmäßig dominanten Organismenstamm. Ferner wirken sie entscheidend, sowohl direkt als auch indirekt, über eng vernetzte Räuber-Beute-Mechanismen (Wikner & Hagström 1988) auf den Biomasse-Transfer und die Nährstoff-Regeneration ein. Damit verbunden ist ebenfalls ein Energietransfer, der - falls pro Trophiestufe nur 10 % der ursprünglich fixierten Energie weitergegeben werden kann (vgl. Bianchi 1984) - zu einer Art "energy sink" (Pomeroy & Wiebe 1988), verursacht durch Mikroorganismen, führen kann. Ein bedeutender Energieverlust tritt jedoch nur dann ein, wenn die Einzeller in einem vielgliedrigen, separaten Kreislauf, abgegrenzt von anderen Organismen, wirken (Stout 1980, Azam et al. 1983, Sherr & Sherr 1984, Porter et al. 1985).

Interaktionen zwischen Bakterien und Protozoen zu erforschen ist in diesem Zusammenhang von besonderem Interesse. Beide Organismengruppen stehen am Anfang fast aller heterotrophen Nahrungsnetze und bilden somit deren Grundlage. Es liegen zum einen Analysen der Ciliatenfauna der Kieler Bucht und angrenzender Gewässer sowohl für das Pelagial (Gast 1983) als auch für das Benthon (Bock 1952, 1953, 1960) sowie für den Grenzbereich Meer/Meeresboden (Reimers 1976) vor. Zum anderen wurde die große Bedeutung der Bakterien im marinen Bereich sowohl im Hinblick auf die Remineralisation partikulären organischen Materials als auch in bezug auf ihre Stellung im Nahrungsnetz speziell der Ostsee, von Rheinheimer (1977, 1981, 1984 a) untersucht. Des weiteren liegt eine Charakterisierung der Rolle der kleinen, heterotrophen Organismen - Bakterien und Protozoen - im Schelfökosystem des Pelagials der "Kieler Bucht"

vor (Rheinheimer 1984 b). Dort wird ca. 35 % der pelagischen Primärproduktion in bakterielle Biomasse transferiert, die dann vornehmlich den Protozoen, als Primärkonsumenten, als Nahrung zur Verfügung stehen kann.

Über die tatsächlich stattfindende Ingestion von Bakterien durch Ciliaten herrscht jedoch trotz zahlreicher Untersuchungen in situ und ergänzender Laborversuche noch keine Klarheit. So ist nach Fenchel (1974, 1980 b) die Konzentration der Bakterien im küstenfernen Wasser unzureichend, um pelagische Ciliaten ernähren zu können. Hinzu kommt ihre zu geringe, zellspezifische Ingestionsrate für Partikel in Bakteriengröße (Fenchel 1980 d). Sherr und Sherr (1987) geben dagegen sehr viel höhere Aufnahmezeiten von Bakterien durch pelagische Ciliaten auch bei geringen Bakterienkonzentrationen an.

Das Benthon ist, um Zusammenhänge solcher Art zu klären, bisher kaum berücksichtigt worden (Fenchel 1967, 1968 a, b, 1969, Hartwig 1973a, b, Scharf 1979). Dabei scheinen gerade dort die Nahrungsverhältnisse für bakterivore Organismen viel günstiger als im Pelagial zu sein. So liegen allein die Zellzahlen der Bakterien im Sediment oftmals um den Faktor 1000 (Meyer-Reil 1987) über denen in der Wassersäule. Benthische, bakterivore Ciliaten würden demnach keinerlei Nahrungslimitierung unterworfen sein. Sie wären dadurch in der Lage, einen stetigen Beitrag zur Biomasseproduktion zu liefern. Wie hoch diese Ciliatenproduktion sein kann, und inwieweit sie dabei auch die vorhandene Bakterienflora beeinflusst, ist unbekannt. Allein die Arbeit von Kemp (1988) befaßt sich bisher detaillierter mit den Interaktionen zwischen Bakterien und Ciliaten in Sedimenten. Nach seinen Ergebnissen besitzen benthische Ciliaten jedoch nur einen sehr geringen Einfluß auf die gesamte Bakterienabundanz und deren Produktion. Sie würden demnach unbedeutende Vektoren zum Transfer der Bakterienbiomasse ins Metazoen-Nahrungsnetz darstellen. Eine genauere Aufschlüsselung hinsichtlich der verschiedenen Bakteriengruppen - angeheftete und frei bewegliche Zellen - unterbleibt aber in seiner Arbeit.

Die Ziele der vorliegenden Arbeit sind:

I) Es soll die bislang fehlende, statistisch abgesicherte, quantitative Erfassung der Veränderung der Ciliatengemeinschaft im Jahresgang an einem sublitoralen Sedimentbereich der Kieler Bucht vorgenommen werden. Ferner wird auf die zeitgleiche Bearbeitung der Bakterienflora Wert gelegt. Zusätzlich erfolgt eine Berechnung der Produktion für beide Organismengruppen. Daher finden Methoden sowohl aus der Mikrobiologie, als auch aus der Protozoologie Anwendung.

II) Es soll die von Kemp (1988) vertretene Ansicht (s.o.) a) lokal für die Kieler Bucht und b) besonders im Hinblick auf einzelne Komponenten (angeheftete und frei bewegliche Bakterien) im komplexen Sedimentökosystem geprüft werden. Dazu sollen Fütterungsexperimente zwischen Sedimentciliaten und Bakterien unternommen werden. Bei sichtbarer Bakterieningestion wird versucht, diese zu quantifizieren. Ferner soll in direkt aus dem Sediment extrahierten Ciliaten der Verdauungszustand der Bakterien in den Nahrungsvakuolen über Transmissionselektronenmikroskopie überprüft werden. Es bleibt nämlich trotz der Ergebnisse von Kemp (1988) zu fragen, ob nicht die Ciliaten, als die am differenziertesten entwickelte Protozoengruppe, zumindest einen bestimmten Teil des bakteriellen Kohlenstoffes zu regulieren vermögen. Das scheint durchaus möglich zu sein, da die Abundanzen von Ciliaten im Sediment um Größenordnungen die Vergleichswerte aus dem Pelagial - auch unter der Berücksichtigung von Küstenregionen - übertreffen (Fenchel 1967). Im Pelagial wird jedenfalls der heterotrophen Mikroorganismengemeinschaft hinsichtlich des Kohlenstoffflusses große Bedeutung beigemessen (Newell & Turley 1987).

Die gewonnenen Ergebnisse der Untersuchungen in vitro sollen somit, kombiniert mit den Beobachtungen vom Standort, genauere Erkenntnisse über die Bedeutung der Mikroorganismen im Sediment und die zwischen diesen bestehenden trophischen Interaktionen liefern.

2. Untersuchungsareal und -zeitraum

2.1 Auswahlkriterien der beprobten Stationen

Die Probenentnahme erfolgte in dem Gebiet von Gabelsflach (Kieler Bucht; westliche Ostsee). Dorthin konnten vom Februar 1986 bis September 1988 insgesamt 46 Schiffsausfahrten unternommen werden. Dabei wurde angestrebt, eine möglichst hohe zeitliche Auflösung der Probenentnahme zu erreichen, um kurzfristig auftretende Veränderungen erfassen zu können. Diese Absicht konnte infolge von stürmischem Wetter (Windstärke ≥ 7 Beaufort) oder Eisbedeckung nicht immer realisiert werden, doch erfolgte eine Probennahme i. d. R. mindestens 1 x monatlich. Vor Ort wurden aus zwei Tiefen - Station 1, 10m Wassertiefe (Position : $54^{\circ} 31' 70''$ N und $10^{\circ} 20' 00''$ E) sowie Station 2, 12m ($54^{\circ} 32' 26''$ N und $10^{\circ} 18' 20''$ E) - die Meßparameter am Standort erfaßt und Probenmaterial gewonnen. Die Stationen konnten, je nach Wind-, Strömungs- und Driftverhältnissen, mit einer Genauigkeit von ca. 200 m angefahren werden. Somit wurde ein Untersuchungsgebiet in einem Umkreis von 0,126 km² um die jeweilige Position beprobt.

Das Gebiet von Gabelsflach erwies sich zur Probenentnahme aufgrund folgender Gegebenheiten als geeignet :

- das Sediment besteht aus Sand mit dem für das Vorhandensein interstitieller Fauna - insbesondere für Ciliaten - erforderlichen Porenraum
- es ist nahezu in der Mitte der Kieler Bucht gelegen und demnach direkten Einflüssen vom Land entzogen
- es läßt sich bei einer Entfernung von ca. 25 Kilometern relativ schnell, in etwa 2 h, erreichen, so daß eine Probenaufarbeitung im Labor so rasch wie möglich erfolgen konnte
- beide Stationen liegen nur 1,73 km voneinander entfernt.

2.2 Charakterisierung des Untersuchungsgebietes

Die Region Gabelsflach liegt ungefähr in der Mitte der Kieler Bucht. Sie wird in etwa von der "Dorschmulde" im Norden, dem "Gabelsflachkanal" im Osten, der Kieler Förde im Süden und dem "Stollergrund" im Westen begrenzt (s. Abb.1).

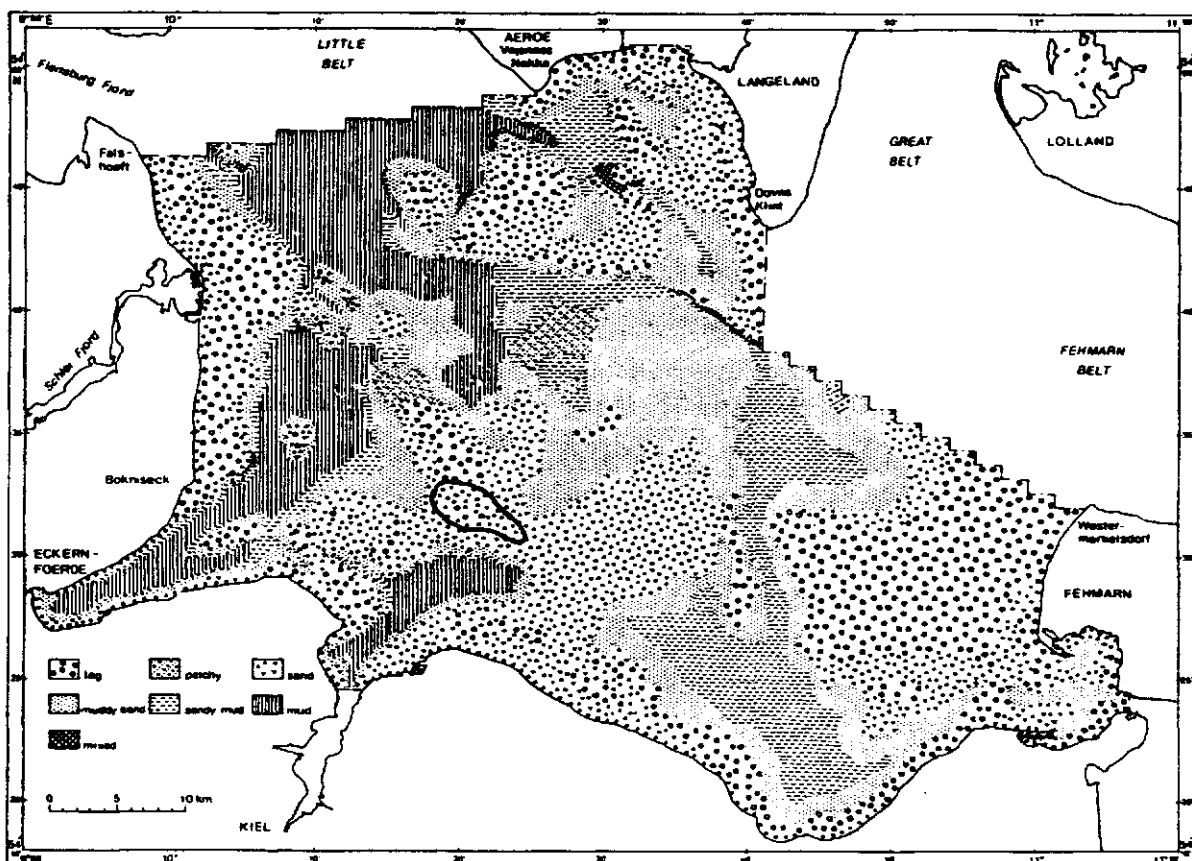


Abb.1) Karte der Kieler Bucht (aus Babenerd & Gerlach 1987), die die Sedimentbeschaffenheit und das Probennahmegebiet Gabelsflach (hervorgehoben) zeigt.

Geomorphologisch betrachtet stellt das Probennahmegebiet ein Plateau in 10 m Wassertiefe dar, das langsam bis in 18 m Tiefe abfällt. Die Sedimentbedeckung besteht aus Sandsediment von unterschiedlicher Korngröße, wobei Mittelsand von ca. 180 μm \varnothing vorherrschend ist. Bei 12 m liegt gegenüber 10 m feineres

Sandsediment vor. Ferner ist in 12 m Tiefe ein schwaches Gefälle von ca. 1 % gegeben. Die Sandschicht ist in unregelmäßigen Abständen von größeren Steinen durchsetzt und weist eine Mächtigkeit von etwa 20 cm über dem darunterliegenden Geschiebemergel auf (Seibold et al. 1971). Die Tiefe, in der das untersuchte Sandsediment vorhanden ist, liegt noch im Wirkungsbereich großer Oberflächenwellen, welche bei bestimmten Windlagen auftreten können. Einen Effekt bis in 12 m Tiefe können nach Grafenstein (1982) Wellenhöhen ab 1,6 m zeigen, die bei Windstärken $\geq 5-6$ Beaufort entstehen können. Somit kann in dieser Region durchaus Sediment umgelagert und verdriftet werden. Während des untersuchten Zeitraumes war bei jeder Probenentnahme Sediment an den entsprechenden Stationen vorhanden. Es trat also niemals ein vollständiger Sediment-Abtrag auf. Trotzdem ist die Untersuchungsregion, insgesamt betrachtet, dem Erosionsgebiet der Kieler Bucht zuzuordnen (vgl. Graf 1988).

Vergleichbare Sediment- und Tiefenverhältnisse sind nach eigenen Berechnungen in der gesamten Kieler Bucht (2571 km²) zu 2,64 % vertreten. In ihr machen sublitorale Sandgebiete insgesamt ca. 25% der Bodenbedeckung aus (Babenerd & Gerlach 1987). Innerhalb des oben genannten Bereichs (s. 2.1) wurden aus einem Gebiet von zusammen 0,252 km² die Proben an den Stationen 1 und 2 entnommen. Ergebnisse aus den erfaßten Parametern ließen sich somit maximal für 66,85 km² der Kieler Bucht, als direkt vergleichbar bezüglich der Wassertiefe und der Sedimentbeschaffenheit, hochrechnen.

3. Material und Methoden

3.1 Probenentnahme am Standort Gabelsflach

An der Station Gabelsflach wurden für folgende Zwecke Proben entnommen:

- zur Gewinnung des Untersuchungsmaterials (Mikroorganismen bzw. Sediment)
- zur zeitgleichen Bestandsaufnahme der Bakterienflora und der Ciliatenfauna
- zur Erfassung der Variabilität der Ciliatenabundanz.

Die an den Stationen eingesetzten Geräte waren :

- Van Veen Backengreifer (Gewicht ca. 40 kg; Greiferfläche ca. 500 cm²; Eindringtiefe ins Sediment ca. 25 cm)
- Plastikstechrohre, verschließbar
 - Typ A) zur Analyse der Ciliatenpopulation; 9 Stück
(Innendurchmesser 2,6 cm; Probenfläche 5,3 cm²; Länge 12 cm)
 - Typ B) zur Analyse der übrigen Sedimentparameter; 3 Stück
(Innendurchmesser 5,4 cm; Probenfläche 22,9 cm²; Länge 15 cm).

Zur Probengewinnung ließen sich die beschriebenen Stechrohre jeweils aus der Mitte des gefüllten, unten verschlossenen Greifers entnehmen und geschlossen in einer Kühlbox bis zur Aufarbeitung aufbewahren. Um den Einfluß des Probennahmeverfahrens auf die Höhe des Mittelwertes der Ciliatenabundanz zu prüfen, wurden ferner zu verschiedenen Ausfahrten entweder a) alle Proben aus nur 1-2 Greifern entnommen oder b) für jede Stechrohrfüllung immer auch ein Greifer gezogen.

3.2 Hydrographisch - chemische Messungen

Direkt an Bord gemessene Begleitparameter waren:

- Windstärke (WS; in Beaufort)
- Temperatur (t) und Salzgehalt (S) der Wassersäule (in °C bzw. mS/cm; über das WTW Conductometer LF 191)
- Sedimenttemperatur (Sedtemp. °C) (Thermometer; Bereich: -30 bis + 50 °C, Skalierung in 1 °C Schritten).

Diese Daten sollten Auskunft über die vor Ort herrschenden Umweltbedingungen geben und dienten z.T. als Grundlage für weitere Kalkulationen, etwa der Berechnung der Dichteschichtung der Wassersäule oder der Bestimmung von "Generationszeiten" der Mikroorganismen.

Außerdem wurden die Meßgrößen: Redox-Potential, "Sediment-Dichte", Wassergehalt sowie die Menge an organischer Substanz des Sediments im Labor bestimmt.

Aus den T/S-Daten wurde mit Hilfe von Faktoren und Formeln aus den "oceanographic tables" (Bialek 1966) die Dichteschichtung der Wassersäule berechnet. Trotz der Tatsache, daß derartige Berechnungen für küstennahe Flachwassergebiete unüblich sind, erfolgte diese Kalkulation, um als mögliche Wirkgröße auf Ciliaten einen Gesamtparameter gemeinsam für Temperatur und Salzgehalt zu erhalten.

3.2.1 Messung des Redox-Potentials und der "Sedimentdichte"

Unmittelbar nach der Probennahme wurden im Labor die beiden folgenden Untersuchungen durchgeführt: a) Redox-Messung

Sie erfolgte über die Bestimmung des Redoxpotentials (WTW Multiprocessor ph 535 Multical) in vertikalen 1 cm-Schritten an einem Sedimentkern (Stechrohr vom Typ B). Dabei fand eine eH-Einstabmeßkette der Firma Ingold Anwendung, die jeweils vor Meßbeginn mit einer Pufferlösung (Ingold eH 28.4) geeicht wurde. Unter Beachtung der herrschenden Sedimenttemperatur wurde zur Auswertung eine Meßwertkorrektur vorgenommen (vgl. Bagander 1976). Das so erhaltene Redox-Potential ist mit einer Genauigkeit von ± 50 mV bestimmbar. Es läßt sich ab Werten von $\geq +300$ mV als oxisch,

zwischen + 300 mV und + 100 mV als suboxisch und ab Werten \leq + 100 mV als anoxisch kennzeichnen (Fenchel & Riedl 1970). Das Redox-Potential gibt demnach in etwa über die vorhandene Schichtung sowie die Sauerstoffverhältnisse im Sediment Auskunft.

b) "Dichte-Messung" der Sedimentschichtung

Bei dieser Methode handelt es sich um eine neue, einfache Verfahrensweise, um relative Aussagen über die Dichte der Packung der Partikel im Sediment zu gewinnen (vgl. Kölmel 1977). Die Penetrationszeit von Standortwasser durch den interstitiellen Porenraum eines Sedimentkerns (Stechrohr Typ A) wurde gemessen, indem ein frisch gewonnener Sedimentkern wie zur Ciliatenextraktion (s. 3.3.1) vorbereitet wurde. Anstatt mit Meer-Eis fand eine Überschichtung mit 50 oder 100 ml Standortwasser statt. Die Durchlaufzeit dieses Wassers durch den Kern wurde notiert und zu Vergleichszwecken auf "Wasser-Durchlaufzeit" von 100 ml in X Sekunden/cm³ Sediment umgerechnet. Dadurch ließ sich rasch ein grober Anhalt über die Packungsdichte der Sedimentkörner und damit über den für Ciliaten zur Verfügung stehenden interstitiellen Porenraum erhalten.

3.2.2 Ermittlung des Wassergehalts und der Menge an organischer Substanz im Sediment

Zur Umrechnung von cm³ Sediment in Gramm Trockengewicht (g Tg) wurde anhand von Proben vom 7.1.1987 der Wassergehalt des Sediments bestimmt. Dazu sind von den Stationen 1 und 2 jeweils 10 Parallelproben Mischsediment von 0-5 cm Tiefe in 1 cm³ Mengen eingewogen worden. Die Trocknung der Proben erfolgte 24 Stunden bei 60 °C. Nach erfolgter Temperaturangleichung ließen sich das Trockengewicht erfassen und der Wassergehalt sowie die Umrechnungsfaktoren von cm³ in Gramm (g) aus der Gewichts Differenz errechnen (s. Tab.1). Der Gehalt an organischem Material wurde jeweils aus einem Stechrohr (Typ B) für beide Stationen und jeden Untersuchungstag ermittelt. Auch hierbei wurde Sediment einer Mischprobe von 0-5 cm Tiefe entnommen und ebenfalls 24 h bei 60 °C

getrocknet. Anschließend erfolgte ein Siebvorgang (\emptyset 1,25 mm) zur Entfernung größerer Steinchen und Muschelschalen. Das so vorbehandelte Sediment ließ sich 1,5 Minuten im Mörser homogenisieren und zu Proben von i.d.R. jeweils 5 Parallelen mit je 2 g einwiegen. Im Muffelofen erfolgte bei 500 °C für 24 h das Ausglühen der Proben. Nach der Temperaturangleichung (24 h im Exsikkator) begann die Rückwiegung auf Sartorius Waagen von $\pm 0,002$ g oder $\pm 0,0002$ g Genauigkeit. Der Glühverlust ergab den Gehalt des Sediments an organischem Material.

Durch einen Vergleich von über Glühverlust errechneten Kohlenstoffdaten mit im CN-Analyser tatsächlich gemessenen Kohlenstoffwerten aus Proben vom 5.8.86 (Stationen 1 und 2 je 8 Parallelen) ergaben sich deutliche Unterschiede. Die Ergebnisse aus den über die Glühverlustanalyse kalkulierten Kohlenstoffwerten (OM-Gehalt/2) zeigten höhere Werte als die Ergebnisse derselben Proben im mit Eichsubstanzen kalibrierten CHN-Analyser. Da ein erhöhter Kohlenstoffwert aufgrund des im Sediment eventuell vorhandenen Kalziumkarbonats als Erklärung ausschied – zum einen wurden etwaige Muschelschalen entfernt, zum anderen kam es trotz der Zugabe von konzentrierter Salzsäure zu keiner Gasentwicklung –, zogen die Proben vor der Glühverlustanalyse, obwohl sie sich in geschlossenen Gefäßen befanden, während ihrer Lagerung wahrscheinlich Wasser an. Das verursachte ein unkorrektes Gewicht beim Einwiegen und täuschte im Anschluß an das Ausglühen einen höheren Kohlenstoff-Glühverlust vor. Daher wurden aus den glaubwürdigeren Analysen der CN-Messung Umrechnungsfaktoren bestimmt (s.u.) und diese unter der Voraussetzung ihrer Konstanz mit den jeweiligen Werten des OM-Glühverlustes verrechnet. Die Faktoren sind zusammen mit den Umrechnungszahlen von cm^3 in Gramm Trockengewicht und dem Wassergehalt (WG) in Tab.1 zusammengefaßt worden.

Tab. 1) Die für die Sedimentproben verwendeten Umrechnungsfaktoren:

	$\frac{7.1.87}{\text{cm}^3 \text{ in Gramm Tg}}$ ($\pm 95 \% \text{ Kb}$)	$\frac{\text{WG (Vol.\%)}}{(\pm 95 \% \text{ Kb})}$	$\frac{5.8.86}{\text{"OM-Wert" des}}$ $\frac{\text{Glühverlustes}}{\text{in C-Gehalt}}$
Stat.1	$\text{cm}^3 = \text{g} \times 1,6108 (\pm 0,0988)$ (n=10)	19,3 ($\pm 0,2$) (n=10)	C = OM : 3,76 (n=5)
Stat.2	$\text{cm}^3 = \text{g} \times 1,5260 (\pm 0,0498)$ (n=10)	20,1 ($\pm 0,3$) (n=10)	C = OM : 4,74 (n=5)

Kb: Konfidenzbereich WG: Wassergehalt OM: organisches Material
Tg: Trockengewicht Vol.%: Volumenprozent C: Kohlenstoff

Beide Stationen zeigten einen fast identischen Wassergehalt (WG).

3.3 Mikrobiologische Untersuchungen

Bei diesen Untersuchungen wurde auf eine möglichst zeitgleiche Erfassung von Ciliatenfauna und Bakterienflora Wert gelegt. Die Ciliaten sind hierbei aus unfixiertem Probenmaterial extrahiert und im lebenden Zustand untersucht worden. Die Datensätze für die Bakterien stammen dagegen aus zuvor fixierten Proben.

3.3.1 Die Ciliaten-Extraktion und die Erfassung der Ciliatenfauna

Es erfolgte eine Ermittlung der Abundanz und die sich anschließende Bestimmung der Arten der benthischen Ciliatengemeinschaft. Zur Extraktion der Ciliaten aus dem Sediment fand die Seewassereis-Methode (Uhlir et al. 1973) Anwendung. Die Extraktionszeit betrug dabei ca. 1 h, die Eismenge ca. 70 ml und die Gazegröße zur Separation der Ciliaten von Partikeln 40 μm . Die Extraktionsfläche für das Sediment lag bei 5,3 cm^2 .

Das Sediment wurde zur Extraktion über einen Korkbohrer (\emptyset 0,9 cm, Ausstechfläche 1,27 cm^2 ; Länge 11 cm) aus dem mit Sediment gefüllten Stechrohr (Typ A) entnommen und am Boden des Plastikrohres in der Extraktionsapparatur platziert. Der Korkbohrer stach somit eine "Sediment-Säule", entsprechend dem Füllungsgrad des Stech-

rohrs aus. Die Ciliaten ließen sich in Petrischalen (\emptyset 5,4 cm) zur Zählung auffangen. Der Petrischalenboden war über ein Zählraster in etwa 90 Kästchen mit einer Einzelfläche von 0,25 cm² aufgeteilt. Die Zählung war je nach Ciliatenmenge in 2-5 Minuten beendet. Alle Proben wurden unter dem Stereomikroskop bei 40-facher Vergrößerung vollständig ausgezählt, wobei die Ciliaten unfixiert waren. Die Ciliatenzahl (N) ließ sich notieren. Die Protozoen wurden festgelegten Kategorien (s. 3.4.1) zugeordnet. Zusätzlich erfolgte eine Kontrolle der Überlaufpetrischale auf Ciliaten. Nach Extraktionsende wurde das extrahierte Sediment 24 h bei 60°C getrocknet und das Trockengewicht (Tg) gravimetrisch (Sartorius Waage type 1412 bzw. 1201 MP2) bestimmt. Die extrahierte Sedimentmenge umfaßt im Mittel 6 Gramm Trockengewicht bei jeder Einzelextraktion. Bei geringen Ciliatenkonzentrationen wurde die Menge vervielfacht. Um mit Literaturwerten direkt vergleichbare Daten zu erhalten, wurden die Ciliatenzellzahlen auf die extrahierte Sedimentmenge bezogen, gemittelt und so die Abundanzen/g Tg Sediment für jeden Untersuchungstag erhalten. Dazu ist anzumerken, daß der Bezug Ciliaten pro Gramm Trockengewicht unlogisch scheint und allein aufgrund der anderweitig nicht möglichen Vergleichbarkeit unterschiedlicher Sedimenttypen sowie der Literaturangaben beibehalten wurde.

Die im Labor erfolgte Lebendzählung erwies sich gegenüber anderen Methoden der Abundanzbestimmung als überlegen. Sie umgeht Probleme bei der Fixierung und Wiedererkennung von Ciliaten (vgl. Kimor 1976, Legner 1977). Mit ihr können - nach Angaben von Dale und Burkill (1982) sowie nach eigenen Beobachtungen - um ca. 25 % höhere Individuenzahlen erzielt werden, als bei konventionell, z.B. mit Formaldehyd oder Glutaraldehyd fixierten Proben.

Versuche, die Ciliatenzahl entweder über die Tropfenausählung von verdünntem Sediment (Scharf 1979, Finlay et al. 1979) oder über die "filter-transfer freeze technique" (Hewes & Holm-Hansen 1983) bzw. eine Anfärbung mit Fluorochromen (Sherr & Sherr 1983 a) zu ermitteln, ergaben entweder um den Faktor 20-100 überbestimmte Werte oder führten aufgrund des Zerplatzens sehr vieler Ciliaten zu viel zu geringen Zahlen. MPN-Methoden (Baldock 1986) wurden

wegen der Problematik eines für alle vorkommenden Ciliaten gleichgut geeigneten Kulturmediums sowie der bisher generellen Unmöglichkeit, benthische Ciliatenpopulationen in Kultur nehmen zu können, verworfen.

Die hier angewandte Seewassereismethode (Uhlig 1965) besitzt für Ciliaten eine Austreibeffektivität aus Sandsedimenten von 90-95 % (Fenchel 1968 a, Uhlig et al. 1973). Sie ist damit zur quantitativen Abundanzbestimmung vagiler Protozoen geeignet. Eigene Kontrolluntersuchungen an extrahiertem Sediment ergaben noch im Sediment verbliebene Ciliaten von 3-5 % der Gesamtzahl. Die nach erfolgter Extraktion in der Überlaufschale angetroffenen Ciliaten machten durchschnittlich 2-3 % (n=234) aus. Dieser Wert wurde, ebenso wie die Zahl der im Sediment verbliebenen Ciliaten, nicht dem Mittelwert der Abundanzbestimmung zugerechnet, sondern aufgrund seiner geringen Höhe vernachlässigt. In den Kontrolluntersuchungen fanden sich zudem weder bestimmte Arten noch bestimmte Größenklassen bevorzugt wieder, sodaß keine Verluste in qualitativer Hinsicht aufgetreten waren.

Der größte Fehler ist bei der vorgestellten Methode in der Lebendzählung beweglicher Protozoen zu sehen. Die Mehrzahl der beobachteten Ciliaten bestand aus langsam über den Petrischalenboden gleitenden Formen, die sich leicht und eindeutig zählen ließen. Schnell umherschwimmende Formen waren dagegen schwieriger zu erfassen. Mehrfaches Zählen derselben Extraktionsschalen bei Parallelproben erbrachte jedoch nur eine geringe Abweichung in der Höhe der Standardabweichung (± 8 %). Der Mittelwert blieb gleich.

Würde aufgrund des Zählverfahrens eine Überbestimmung in Höhe von 8 % vorliegen, so gliche sich diese ungefähr mit den Verlusten, die durch das Verbleiben einiger Ciliaten im Sediment und durch das Ausspülen einiger Ciliaten in die Überlaufschale entstehen, aus. Eine Unterbestimmung von 8 % durch die Direktzählung würde insgesamt einen Fehler von maximal 15-20 % bedeuten, um die der Zählwert zu niedrig läge. Somit wären die mit dieser Methodik bestimmbaren Ciliatenabundanzen im Zweifelsfall eher zu niedrig als zu hoch ermittelt. Da die Methodik hier nicht weiter verbessert

werden konnte, fanden bei den in dieser Arbeit vorgenommenen Berechnungen nur Mittelwerte der Abundanzbestimmungen Verwendung.

Um bei der hohen Variationsbreite der Ciliatenabundanz im Sediment nicht von Zufallsergebnissen der fleckenhaften Verteilung (Taylor & Berger 1980) abhängig zu sein, erfolgten pro Untersuchung 9 Extraktionen parallel gewonnener Unterproben. Der Vergleich von Ciliatenzählungen aus a) 9 Proben, die aus 1-2 Backengreifern stammten, mit Daten von b) 9 Proben, die aus 9 verschiedenen Greifern desselben Probennahmegebietes kamen, ergab auf einem Vertrauensbereich von 90% keine signifikanten Unterschiede. Die Mittelwerte entsprachen sich. Daher erfolgte die Probenentnahme jeweils aus 1-4 nacheinander gewonnenen Greifern. Das ergab bei 9 Extraktionsanalysen einen ausreichenden Einblick in die vorherrschende Variationsbreite bezüglich der Ciliaten. Die Abundanzen schwankten i.d.R. mit 30-50 % um den Mittelwert. Dieser Befund unterstreicht die sehr kleinräumige, im cm-Bereich liegende und extrem heterogene Verteilung der auch im Porenraum des Sedimentes sehr beweglichen benthischen Ciliaten (s. Tabellenanhang A bis F, s. 4.2). Eine Erhöhung der Parallelzählungen von 9 auf 14 erbrachte allein eine Verringerung in der Standardabweichung des Mittelwerts - von 45 auf 34 % (90 % Basis, n=63). Da damit ein auf das doppelte vermehrter Zeitaufwand verbunden war, unterblieb die routinemäßige Zählung von mehr als 9 Parallelen.

3.3.2 Die Ermittlung der bakteriologischen Parameter

Diese Analysen konnten, da sie recht zeitintensiv sind, nur an ausgewählten Proben durchgeführt werden.

Für die Bestimmungen wurde am Probennahmetag für jede Station aus dem Sediment (ein Stechrohr, Typ B, Sedimentschicht 0-5 cm) eine Mischprobe erstellt und hiervon 1 cm³ in 9 ml partikelfrei filtrierte Standortwasser gegeben. Dieses enthielt Formalin in einer Endkonzentration von 2 %. Die so fixierten Bakterienproben wurden mittels der Epifluoreszenzmikroskopie auf folgende

Parameter hin untersucht:

- Bakterienabundanz (GBZ)
- Bakterienbiomasse (GBB)
- Anzahl sich teilender Zellen (FDC)
- Anzahl frei beweglicher, nicht angehefteter Bakterien, die sich im interstitiellen Wasser befinden (FPOWABZ).

Die Aufarbeitung der Sedimentbakterienparameter (GBZ, GBB, FDC) wurde in Anlehnung an die Methodik von Meyer-Reil (1983) ausgeführt; es wurden jedoch hier keine Parallelproben bearbeitet.

Zu der Bestimmung der Bakterienbiomasse erfolgte die Messung der Bakteriendimensionen (Länge, Breite) mittels eines geeichten Okularmikrometers. Es wurden pro Probennahmetag durchschnittlich 410 Zellen vermessen (Minimum : 230, Maximum : 650). Daraufhin ließen sich die Bakterien in 14 Längenklassen einteilen und über geometrische Volumenformeln (Kokkus = $\frac{4}{3} \pi r^3$; Stäbchen = $\pi r^2 h$) ihr angenähertes Biovolumen bestimmen. Durch Multiplikation des Zellvolumens mit dem Faktor 10^{-7} (Gast 1983) ergab sich die Bakterienbiomasse in μg Kohlenstoff.

Die Bestimmung der Porenwasserbakterienzahl erfolgte aus denselben Unterproben nach ähnlicher Methodik wie oben, nur unterblieb im Gegensatz zu Untersuchungen von Weise und Rheinheimer (1979) eine Ultraschallbehandlung. Der Verdünnungsfaktor betrug 1:343 bzw. 1:1000, es wurden ebenfalls 3 ml abfiltriert und aufgrund der geringeren Zellzahl (1-13 freiliegende Zellen/Zählrasterfläche) 91 Zählraster/Filter durchgesehen. Dabei erfolgte nur die Zählung von nicht an Detritus oder Partikel angehefteten Bakterien. Der erhaltene Abundanzwert der Porenwasserbakterien/ml wurde unter Verwendung von Umrechnungsfaktoren (s.o. Tab. 1), zum direkten Vergleich mit der Gesamtbakterienzahl, in Porenwasserbakterien/g Tg übertragen.

3.4 Biometrie und Biomasse der untersuchten Mikroorganismen
Im folgenden sollen die auf der Grundlage der Zellzahlen erfolgten
Berechnungsmethoden dargestellt werden.

3.4.1 Die Kategorien für Ciliaten

Die in der Petrischale nach Extraktionsende aufgefangenen Ciliaten wurden, da eine Lebendzählung erfolgte, in unter dem Binokular schnell und sicher erkennbare Typi eingeteilt. Diese Vorgehensweise machte eine nähere Artbestimmung besonders von "kleinen" Formen unmöglich. Die vorgenommene Einteilung erhebt daher weder den Anspruch auf Vollständigkeit noch auf eine exakte Artenanalyse. Soweit es erkennbar war, fand während der Auszählung auch das Auftreten einzelner Teilungsstadien (Teilz.) Beachtung, um so wenigstens einen groben Anhalt über den physiologischen Zustand der Ciliaten zu erhalten.

Alle gewonnenen Zählwerte wurden ebenso wie alle weiteren Daten der noch folgenden Klasseneinteilungen auf Gramm Trockengewicht Sediment bezogen. Die gezählten Ciliaten sind wie folgt, überwiegend nach ihrer Gattungszugehörigkeit, 12 Gruppen zugeordnet worden:

GCZ	Gesamtciliatenzahl
LÄkl.1	Ciliaten von $\geq 1000 \mu\text{m}$ Körperlänge (Längenklasse 1)
CDZ	Zahl der Condyllostoma ähnlichen Ciliaten
FZ	Zahl der Frontonia ähnlichen Ciliaten
GEZ	Zahl der Geleia ähnlichen Ciliaten
KZ	Zahl der Kentrophorus ähnlichen Ciliaten
LZ	Zahl der Loxophyllum ähnlichen Ciliaten
LVZ	Zahl der Ciliatenart <u>Loxophyllum vermiforme</u>
PZ	Zahl der Pseudoprorodon ähnlichen Ciliaten
RZ	Zahl der Remanella ähnlichen Ciliaten
TZ	Zahl der der Familie Trachelocercidae ähnlichen Ciliaten
Teilz.	Zahl der Ciliaten, die sich in Teilung oder Konjugation befanden

Die so gewonnenen Einzelergebnisse wurden anschließend unter 3 Gesichtspunkten, zwecks besserer Übersichtlichkeit und Handhabbarkeit der Daten, zusammengefaßt:

- a) nach der Individuenlänge (3 Gruppen)
- b) nach dem Individualvolumen (3 Gruppen)
- c) nach der Ernährungsweise (4 Gruppen)

Auch diese Kategorien sind eher als Anhalt und nicht als eine exakte Einordnung zu verstehen. Die ersten beiden Punkte a) und b) ließen sich aus hier erfolgten Messungen sowie früheren Untersuchungen (vgl. Sich 1985) ableiten, der Punkt c) aus eigenen Beobachtungen und Literaturangaben.

3.4.1.1 Die Längensklasseneinteilung der Ciliaten

Die auffällig "großen" Ciliaten, LÄkl-1 ($\geq 1000 \mu\text{m}$), wurden bei jeder Ciliatenzählung (s. 3.3.1) separat bestimmt. Hierunter fielen häufig Ciliaten der Species Loxophyllum vermiforme sowie sehr große Vertreter der Familie der Trachelocercidae und der Gattungen Remanella bzw. Pseudoprorodon.

Die Längensklasse 2, die "mittelgroßen" Ciliaten (um $200 \mu\text{m}$), - LÄkl-2 - umfaßte:

$$\boxed{\text{CDZ} + \text{FZ} + \text{GEZ} + \text{KZ} + \text{LZ} + \text{PZ} + \text{RZ} + \text{TZ}} \quad (\text{F1})$$

Die Längensklasse 3 der "kleinen" Ciliaten (um $30 \mu\text{m}$) - LÄkl-3 - errechnete sich aus:

$$\boxed{\text{GCZ} - \text{LÄkl-1} - \text{LÄkl-2}} \quad (\text{F2})$$

3.4.1.2 Die Einteilung der Ciliaten nach Biovoluminaklassen

Auch hier erfolgte eine Einteilung in 3 Klassen, denen Messungen an einzelnen Ciliaten und Vergleichsdaten (Sich 1985) zugrunde lagen. Als geometrische Form wurde für die ersten beiden Volumenklassen ein Zylinder und für die 3. Klasse ein Ellipsoid angenommen. Aus der durchschnittlichen Längen-, Breiten- und nur teilweise meßbaren Tiefenausdehnung der Ciliaten ergab sich ein diskretes Biovolumen.

Das Volumen wurde mit der Zellzahl der jeweiligen Längenklasse multipliziert. Daraus resultierten die folgenden 3 Formeln:

Biovol.1 = LÄkl.1 x 360000 μm^3	(F3)
Biovol.2 = LÄkl.2 x 20000 μm^3	(F4)
Biovol.3 = LÄkl.3 x 1200 μm^3	(F5)

Die verwendete Biovoluminaklasseneinteilung stützt sich somit auf die Längenklasseneinteilung und letztlich auf die ausgezählten Individuen.

Alle Biovolumina-Klassen wurden auf Werte pro Gramm Trockengewicht bezogen und über den Faktor $1,1 \times 10^{-7}$ (Gast 1983) als μg Ciliatenkohlenstoff ausgedrückt.

3.4.1.3 Die Einordnung der Ciliaten nach der Ernährungsweise

Hierzu erfolgte eine Unterscheidung in Überwiegend bakterivore, Überwiegend carnivore, Überwiegend herbivore und omnivore Formen. Dabei wurden vornehmlich Literaturangaben zurate gezogen (Kahl 1935, Fenchel 1968 a). Da die meisten der gefundenen Ciliaten nicht monophag sind, wurden sie nach ihrer überwiegenden Ernährungsweise eingeordnet.

Die sich anschließende Berechnung der Anzahl pro Ernährungstyp erfolgte unter der Prämisse, daß etwa 1/3 der sogenannten "kleinen" Ciliaten ebenfalls herbivor in seiner Ernährung ist (vgl. o.g. Literatur), in folgende Gruppen:

- Überwiegend bakterivore Ciliaten =	KZ + (2/3 x LÄkl.3)	(F6)
- Überwiegend carnivore Ciliaten =	LZ + LVZ + PZ	(F7)
- Überwiegend herbivore Ciliaten =	FZ + RZ + (1/3 x LÄkl.3)	(F8)
- omnivore Ciliaten =	CDZ + GEZ + TZ + LÄkl.1	(F9)

LÄkl.1 hier: Berücksichtigung der Ciliaten der Längenklasse 1, falls sie nicht bereits unter den einzelnen Gattungskategorien erfaßt wurden.

Zu beachten ist, daß alle diese Klassen- bzw. Gruppeneinteilungen nicht auf exakten Einzelanalysen und Messungen der Individuen beruhen, sondern lediglich ein Hilfsmittel zur Aussagefindung darstellen. Einzelne Ciliaten können sowohl in ihrer Länge und ihrer Biomasse als auch in ihrem Ernährungstyp überaus stark von den o.g. Einteilungen abweichen und tun das zumindest zeitweise auch, z.B. bei Vermehrungsvorgängen.

3.4.1.4 Die Berechnung der Ciliatenproduktion

Der Ciliatenzuwachs läßt sich nach Schönborn (1981) über die folgende Formel berechnen, die den Zuwachs sich exponentiell vermehrender Organismen beschreibt:

$$P_t = A (2^{t/t'} - 1) \quad (F10)$$

- P_t : Der Zuwachs an Ciliaten in μg Kohlenstoff/g Tg Sediment
 A : Die Biomasse/g Tg (Mittelwert aus Ausgangs- und Endwert der Population im Zeitintervall)
 t : Die Zeit, für die der Zuwachs berechnet wird (Tage, je nach Probennahmeabstand; Zeitintervall)
 t' : Durchschnittliche Zeit, in der sich die Population unter in situ Bedingungen teilt (Tage; s.u.).

Bei dieser Formel ist zu beachten, daß im Gegensatz zu sonst üblichen Formeln für die Produktionsberechnung von Organismen (s. Gray 1984, Winberg 1971) keinerlei Mortalitätsraten eingehen. Es handelt sich demnach eher um eine Formel zur Berechnung des potentiell möglichen Zuwachses an Biomasse für Ciliaten.

In der vorliegenden Untersuchung erfolgten Berechnungen für die gesamte Ciliatengemeinschaft auf der Basis der Biomasse.

Der zur Berechnung notwendige Wert t' wurde pro Probenstag, unter einer hier erstmals erfolgten Verknüpfung von Ergebnissen aus Fenchel (1968 b) mit Daten aus Scharf (1979) auf der Grundlage der hier gemessenen Werte, wie folgt ermittelt:

Die "Generationszeit" (GZ) von Ciliaten ist unter Vernachlässigung der Ernährungssituation a) volumenabhängig und b) temperaturbedingt. Die "Generationszeit" der Ciliaten wurde über das Volumen erhalten (s. Fenchel 1968 b). Dieser dort bei 20 °C bestimmte Wert bedurfte einer Korrektur für die in situ Temperatur (Scharf 1979).

Tab.2) Zusammenstellung der Korrekturwerte für die "Generationszeit" von Ciliaten (aus Scharf 1979)

t°C	-1	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	20
K	70	48	32,4	23,2	16,8	10,5	8,6	5,1	4,4	4	3,4	2,9	2,6	2,4	2,2	1,9	1,7	1,6	1

K: Korrekturkoeffizient, um den sich die bei 20°C bestimmte "Generationszeit" (Fenchel 1968 b) verlängert

Rechenbeispiel: nach Fenchel (1968 b) würde ein Ciliat von $400 \mu\text{m}^3$ Biovolumen bei 20 °C eine "Generationszeit" von ca. 2,5 Stunden besitzen (Optimalbedingungen). Bei 8 °C und damit $K = 4$ (Scharf 1979) würde sich diese Zeit auf $2,5 \times 4 = 10$ Stunden verlängern.

Um eine Angabe für die "Generationszeit" der gesamten Ciliatengemeinschaft erhalten zu können, muß deren Biomasseverteilung berücksichtigt werden. Die sich aus den oben erfolgten Berechnungen für die 3 Biovoluminaklassen bei in situ Temperatur ergebenden Faktoren (Fa-1, Fa-2, Fa-3) wurden mit den ihrer Zahl entsprechenden prozentualen Anteilen multipliziert, aufaddiert und durch 100 dividiert. Somit erhielt man die "Generationszeit" der gesamten Ciliatengemeinschaft in Stunden (Pop.GZ). Durch 24 dividiert resultiert daraus die Zeit in Tagen, in der unter in situ Bedingungen eine Verdopplung der Ciliaten potentiell möglich war.

$$t' = \text{Pop.GZ (d)} = \text{Pop.GZ (h)} / 24 \text{ h} = \frac{((\text{Biovol.1 (\%)} \times \text{Fa.1 (h)}) + (\text{Biovol.2 (\%)} \times \text{Fa.2 (h)}) + (\text{Biovol.3 (\%)} \times \text{Fa.3 (h)}))}{100 (\%)} / 24 \text{ (h)} \quad (\text{F11})$$

Mit den über die Boysen-Jensen Formel (s. 4.3) zu erhaltenden Produktionswerten ließ sich die gesamte Produktion für das Jahr

bestimmen und der Produktion/Biomasse Quotient bilden. Hierzu erfolgte eine Differenzierung nach der Jahreszeit. Diese basierte nicht starr auf dem Kalendermonat, sondern auf der in situ Temperatur. Aus den zuvor bestimmten Produktionswerten/d wurde für jede Jahreszeit der Mittelwert berechnet, mit der durchschnittlichen Dauer der jeweiligen Jahreszeiten multipliziert und danach zur Jahresproduktion addiert.

3.4.2 Die Kategorien für die Bakterien-Zahl und Biomasse

Die erfaßten Bakterien ließen sich hinsichtlich ihrer Morphologie in Kokken (K), Stäbchen (S) und Vibrionen (V) einteilen. Die Messungen führten zu insgesamt 14 Längenklassen (Blk). Diese konnten, wenn man eine Kugel- bzw. Zylinderform zugrunde legt, in Biomasseklassen (BBk) umgerechnet werden. Es ergaben sich folgende Werte pro Zelle:

Tab. 3) Die Aufteilung der Bakterien nach Längen- und Biomasseklassen, wie sie aus den Meßwerten resultierten.

Längenkategorie Blk	Form	Länge/Breite μm	Volumen μm^3	Biomasseklasse BBk
1	K	0,5	0,066	1
2	K	1,0	0,524	2
3	K	2,0	4,190	3
4	S	0,5/0,25	0,025	4
5	S	1,0/0,25	0,049	5
6	S	2,0/0,25	0,098	6
7	S	3,0/0,25	0,147	7
8	S	>3-5/0,25	0,245	8
9	S	>6,0/0,25	>0,390	9
10	S	1,0/0,5	0,196	10
11	S	2,0/0,5	0,393	11
12	S	3,0/0,5	0,589	12
13	S	>3-5/0,5	0,982	13
14	V	2-3/0,25	0,380	14

Diese Klassen ließen sich ebenfalls zur einfacheren Handhabung und besseren Übersichtlichkeit sowohl in 2 Längen- als auch in 2 Biomassegruppen zusammenfassen:

- a) Längensklassengruppe : - Bakterien von $\leq 1,5 \mu\text{m}$ Länge/Zelle
- Bakterien von $> 1,5 \mu\text{m}$ Länge/Zelle
- b) Biomassegruppe: - Bakterien von $\leq 0,15 \mu\text{m}^3$ Biovolumen/Zelle
- Bakterien von $> 0,15 \mu\text{m}^3$ Biovolumen/Zelle

Folglich umfaßte die Gruppe von Bakterien $\leq 1,5 \mu\text{m}$ die Längensklassen: 1, 2, 4, 5 und 10; die Gruppe von Bakterien $> 1,5 \mu\text{m}$ die Klassen 3, 6, 7, 8, 9, 11, 12, 13 und 14.

Die entsprechende Zuordnung zur Biomassegruppe lautete für Bakterien von $\leq 0,15 \mu\text{m}^3$ Zellvolumen: BBk 1, 4, 5, 6, 7 und für Bakterien von $> 0,15 \mu\text{m}^3$: BBk 2, 3, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14. Hierbei ist zu beachten, daß die Längensklassenzusammenfassung nicht immer genau dieselben Klassen beinhaltet, welche aus der Zusammenfassung durch die Biomasseklassen hervorgehen.

Auffällig war ferner, daß die Kokken von $2 \mu\text{m}$ Ø (BBk 3) völlig aus dem Volumenspektrum der übrigen Bakterien herausfielen. Es handelte sich möglicherweise um Cyanobakterien. Daher wurde zusätzlich folgende, von obiger Einteilung abweichende Gruppierung vorgenommen:

Bakterienbiomassegruppe 1 (BBMG1): $0,02-0,25 \mu\text{m}^3$, BBk 1, 4, 5, 6, 7, 8, 10
Bakterienbiomassegruppe 2 (BBMG2): $0,3-0,98 \mu\text{m}^3$, BBk 2, 9, 11, 12, 13, 14
Bakterienbiomassegruppe 3 (BBMG3): $4,19 \mu\text{m}^3$, BBk 3

Als Umrechnung von Bakterienzellvolumen in μg Kohlenstoff fand der Faktor 10^{-7} (vgl. Gast 1983) Verwendung.

3.5 Vorbereitung und Durchführung der "Fütterungsexperimente"

Die "Fütterungsexperimente" erfolgten mit folgenden Organismen:

- a) mit Sedimentciliatenpopulationen vom Standort Gabelsflach
- b) mit Ciliatenreinkulturen (Euplotes) und Ciliaten aus Strandsedimenten bei Helsingør (Dänemark)

Für alle Versuche fand die Methode der FLB - fluorescently labelled bacteria - nach Sherr et al. (1987) Anwendung. Sie dient dazu, die in die Nahrungsvakuolen aufgenommenen Bakterien einzeln sichtbar zu machen und während einer Zeitreihe zu quantifizieren. Die Methode selbst beruht auf der Anfärbung von Bakterien mittels eines fluoreszierenden Farbstoffes (DTAF). Dieses 5-(4,6 Dichlorotriazin-2-yl) Aminofluorescein lagert sich an die Proteine der Zelle an und läßt sie unter Bestrahlung mit blauem Licht in einem intensiven Grün-Gelb erscheinen. Es ist nicht toxisch und maskiert nicht die Autofluoreszenz. Ferner bewahren die Präparate die Fluoreszenzeigenschaften während der Lagerung und verblassen unter Lichteinwirkung nicht so rasch wie andere vergleichbare Farbstoffe, etwa Akridinorange. Auch werden mit Hilfe dieser Methodik aufgenommene Bakterien direkt in Protozoen sichtbar, im Gegensatz zu eher indirekten Bestimmungen etwa über die Verdünnungsmethode (Tremaine & Mills 1987). Zusätzlich umgeht man Probleme, die sich bei der Aufnahme nicht natürlicher Nahrungssubstrate, etwa Latexkugeln (Nygaard et al. 1988) oder chemisch fixierter Nahrungspartikel (Sieracki et al. 1987), ergeben.

Das Hauptproblem bei diesen "Fütterungsexperimenten" war, eine ausreichende Anzahl an Sedimentciliaten für die Durchführung der Versuche zu erhalten, sie zu konzentrieren und im Anschluß an die Inkubation wiederzufinden. Die Zentrifugation bei geringen Umdrehungszahlen erwies sich zur Ciliatenanreicherung gegenüber den Filtrationen als überlegen, da viele Ciliaten selbst bei nur geringem Unterdruck zerplatzten. Um nach erfolgter Entnahme der Unterproben die Ciliaten in unzerstörter Form analysieren zu können, wurde mit Osmiumdampf fixiert. Alle weiteren erprobten Fixie-

rungsmöglichkeiten führten zum Zerplatzen der meisten Ciliaten. Die Fixierung zur Auszählung der Bakterien in den Nahrungsvakuolen war jedoch bei diesen beweglichen Organismen unumgänglich. Diese Methodik lieferte das bestmögliche Ergebnis. Es müssen aber die so analysierten Ciliaten nicht immer qualitativ bzw. quantitativ die gesamte Ciliatengemeinschaft repräsentieren.

Die Erfassung der Veränderung der Bakterienzahl während der Experimente unterblieb. Eine Ausnahme bildete die exemplarische Untersuchung bei Versuch VI. Die Bakterienendkonzentration zu Versuchsbeginn betrug bei den Experimenten mit suspendierten Bakterien jeweils zwischen 4×10^6 und 3×10^7 Zellen/ml.

3.5.1 Untersuchungen von Ciliaten des Standortes Gabelsflach

Zu allen hier durchgeführten Experimenten wurden aus dem Standortsediment extrahierte Ciliaten verwendet. Es fanden zwei verschiedene Temperaturbereiche (8 bzw. 20 °C) und zwei unterschiedliche Futterressourcen (suspendierte und angeheftete Bakterien) Verwendung. Zur Versuchsdurchführung gelangten Ciliaten, die am 4.8.1988 bzw. 9.9.1988 vom Standort gewonnen worden waren. Die Versuche wurden unternommen, um zu zeigen, daß die Ciliaten des Gebietes Gabelsflach überhaupt Bakterien ingestieren, in welchem Umfang und in welcher Zeit das möglich ist und ob letztendlich ein Unterschied in der Aufnahme zwischen suspendierten bzw. angehefteten Bakterien besteht. Eine Ciliatenvermehrung zu erzielen war nicht Versuchszweck dieser Experimente.

3.5.1.1 Vorbehandlung der Ciliaten

Vor der Bakterienzugabe wurden die Ciliaten von bei 5°C gehältertem Sand-Sediment der Stationen 1 und 2 aus jeweils 10 cm³ Sediment extrahiert. Unmittelbar vor der Futterzugabe erfolgte die sehr starke Einengung (Zentrifugation bei 200 g) der Ciliaten auf 0,2 bis 3,0 ml, wozu beide Ansätze 1 und 2 vereinigt wurden. Diese Vorgehensweise ergab sich aus dem weiteren Prozedere, da während

der Fütterungs-Zeitreihe aus jedem Ansatz pro Zeitpunkt 20 μ l als Unterprobe zur Fixierung entnommen werden sollten. Diese Unterprobe mußte immer eine genügend große Anzahl an Ciliaten zur Auswertung enthalten.

Vor der Entnahme erfolgte mehrmaliges Aufschütteln im Whirlmix, um eine gleichmäßige Verteilung der Ciliaten zu bewirken. Die Unterproben wurden auf Objektträger pipettiert, die Ciliaten mit Osmiumtetroxid-Dampf (Jenkins 1964) fixiert (100 mg OsO₄ in einem 20 ml Gefäß) und die Objektträger bei -18 °C tiefgefroren. Diese Methodik erwies sich gegenüber allen sonst verwendeten Fixierungsmöglichkeiten (Formalin, Glutaraldehyd, Magnesiumchlorid, Osmiumtetroxidlösung, Lugolsche-Lösung) als die schonendste.

3.5.1.2 Markierung der Futterbakterien mit Aminofluorescein

- Suspendierte Bakterien (SusB)

Für die Versuche zur Aufnahme suspendierter Bakterien durch Ciliaten erfolgte die Inkubation von 3 cm³ Sediment (4.8.1988) in 10 ml ZoBell-Flüssigmedium von ca. 8 ‰ für 5 Tage bei 8 °C. Anschließend wurden die 10 ml entnommen, durch 12 μ m Sartorius-Membranfilter zur Entfernung größerer Partikel filtriert und mit 2 mg Aminofluorescein (DTAF) für 12 h bei 60 °C gefärbt. Infolge der Erwärmung werden die Bakterien zum Großteil abgetötet. Um den überschüssigen Farbstoff zu entfernen, erfolgte anschließend die Zentrifugation bei 5000 g, Dekantierung des Überstehenden, überschüssigen Farbstoff enthaltenden Wassers und Resuspension des Bodensatzes in partikelfrei filtriertem Standortwasser. Dieser "Wasch-Schritt" wiederholte sich 5-mal. Das Bakterien-Pellet wurde zuletzt in 5 ml 0,2 μ m gefiltertem Ostseewasser suspendiert und in Portionen zu 1 ml bei -18 °C tiefgefroren.

Vor der Zugabe als Futter wurde 1 ml der gefärbten Bakterienstamm-lösung aufgetaut, durch einen 8 μ m Sartorius-Membranfilter gegeben und 5 x 2 Sekunden zur möglichst vollständigen Separation der Bakterien mit Ultraschall behandelt.

- An Sediment angeheftete Bakterien (SedB)

Zu 10 ml partikelfrei filtriertem Standortwasser, dem 2 mg DTAF zugesetzt war, wurde 1 cm³ Sediment vom 4.8.1988 gegeben. Nach Inkubation für 12 h bei 60 °C wurde das überstehende Wasser dekantiert und das Sediment zur Auswaschung des in den Sedimentkörnern eingedrungenen Farbstoffes sowie der frei im Porenwasser vorhandenen Bakterien 10-mal mit 10 ml Wasser durchspült. Das Sediment mit an den Sandkörnern angehefteten, DTAF-gefärbten Bakterien wurde in Portionen unterschiedlicher Größe geteilt (0,1-0,8 g Tg) und ebenfalls bei -18 °C tiefgefroren. Bei der Futterzugabe war es wichtig, nicht zuviel Sediment hinzuzufügen, da sich sonst Ciliaten während der Unterprobennahme im Porenraum des Sedimentes befinden konnten. Eine Eiswasserextraktion zur Unterprobengewinnung hätte dagegen infolge der Zerstörung der Sedimentstruktur zum vorzeitigen Versuchsabbruch führen müssen. Bei der Entnahme der Unterproben wurde daher das Sediment, in dem sich die Ciliaten befanden, mit dem Whirlmix kurz vor jeder Unterprobennahme aufgeschüttelt und 20 µl µl Wasser ohne Sediment entnommen. Die anschließend fixierten Ciliaten wurden bei 100-facher Objektivergrößerung mikroskopiert.

Tab. 4) Fütterungsexperimente bei 20 °C Inkubationstemperatur

Datum	13.8.88	16.8.88	20.8.88
	Versuchsbezeichnungskürzel		
	V-1	V-2	V-3
Volumen ca.	200 µl	1000 µl	480 µl
Futter	SusB; 20 µl	SedB; 0,8 g	SusB; 20 µl
Dauer (d)	2,9	4,1	2,9

SusB bzw. SedB: suspendierte bzw. an Sediment haftende Bakterien
d: Tag

Es fanden Ciliaten vom 4.8.88 Verwendung, die extrahiert wurden (s. dazu 3.5.2.1) und sich bis zum 13.8.88 bei 8 °C, ohne Futterzugabe, hältern ließen. Vor der Zugabe der Bakterienlösung wurde diese kurz beschallt (5 x 2 sec), um eine homogene Verteilung der Bakterien zu erreichen.

Tab. 5) Fütterungsexperimente bei 8 °C Inkubationstemperatur

Datum	10.9.88	11.9.88	17.9.88
	Versuchsbezeichnungskürzel		
	V-4	V-5	V-6
Volumen ca.	500 µl	500 µl	500 µl
Futter	SusB; 20 µl	SedB; 0,105 g	SusB; 100 µl
Dauer (d)	8,6	8,7	2,6

SusB bzw. SedB: suspendierte bzw. angeheftete Bakterien (s.o.)
d: Tag

Hier wurden Ciliaten aus Sediment vom 9.9.88 verwendet.

Am 3.9.88 erfolgte ein weiterer Versuchsansatz mit Ciliaten, die am 4.8.88 gewonnen worden waren und am 2.9. aus dem Sediment extrahiert wurden.

"Fütterungsexperiment" Versuch V-7

Hierbei wurden die extrahierten Ciliaten via Zentrifugation zu 3 ml aufkonzentriert (V-7) und zum Zeitpunkt t=0 0,3 Gramm des mit DTAF gefärbten Sediments zugegeben. Die Inkubationstemperatur, die zunächst 20 °C betrug, wurde nach 5,8 Tagen auf 8 °C gesenkt. Am 9. Tag wurde der gesamte Versuchsansatz in V7-I und V7-II geteilt. V7-I (2 ml) verblieb als Kontrolle unverändert bestehen. Sie wurde bis zum 37. Tag beprobt. Der Kontrolle wurde ferner nach Versuchsende das Sediment entnommen und die Bakterien nach Ultraschallbehandlung im Fluoreszenzmikroskop gezählt, um die Güte der Anfärbung der Bakterien zu überprüfen. V7-II (1 ml) wurde ohne Sediment in ein weiteres Zentrifugenröhrchen gegeben und mit 20 µl Bakterienlösung beimpft (Zeitpunkt t=0). Dieser Versuchsteil wurde am 17. Tag beendet. Die Auswertung der Ergebnisse der "Fütterungsexperimente" wurde entsprechend 3.5.2 vorgenommen.

3.5.2 Experimente mit Ciliatenkulturen und Sedimentciliaten in Dänemark

In Abwandlung der o.g. Methode wurden 10 ml einer sich in der logarithmischen Wachstumsphase befindlichen Bakterienkultur (*Pseudomonas spec.*) 3 h bei 60°C mit dem Farbstoff DTAF (2mg) inkubiert. Anschließend erfolgte die 3-malige Zentrifugation (10000 G) in partikelfrei filtriertem Standortwasser. Das verbliebene Pellet wurde schließlich in 2 ml Standortwasser resuspendiert. Diese Stammlösung von 2×10^8 Bakterien/ml diente den Ciliaten als Futter. Die letztendlich zugegebene Futterlösung setzte sich aus 2 Komponenten zusammen und bestand aus einem Bakterien- und Algen-Gemisch, um auch den herbivoren Anteil in der Ernährung der Ciliaten erfassen zu können. Bei der Futteralge handelte es sich um eine Grünalge der Gattung *Dunaniella*, die ebenfalls in einer log-wachsenden Kultur von ca. 3×10^6 Zellen/ml vorhanden war. Der Ansatz A) bestand aus dem Zusatz von jeweils gleichen Anteilen der Futterorganismenlösungen zu den Ciliaten bei einer Endkonzentration von 10^6 Bakterien bzw. Algen pro ml. Im Ansatz B) war die Bakterienendkonzentration um das 10-fache gegenüber den Algen erhöht. Als "räuberische" Ciliaten dienten zum einen logarithmisch wachsende Reinkulturen von *Euplotes* (2 Arten), zum anderen extrahierte Sedimentciliaten (Versuch H).

Bei den Experimenten in Helsingør wurden zum Fütterungszeitpunkt $t=0$ den seit 2 Tagen ungefütterten Ciliaten (9 ml) 1 ml der gefärbten Bakterienlösung mit Algen zugesetzt und während einer Zeitreihe die Aufnahme der Bakterien in die Nahrungsvakuolen verfolgt. Die Inkubationstemperatur betrug 20 °C. Aus diesen Ansätzen ließen sich nach einem Zeitschema - mittels Mikropipetten - Unterproben von 10 µl auf Objektträger pipettieren und die Objektträger bei -18 °C einfrieren. Die mikroskopische Auswertung erfolgte bei 1250-facher Vergrößerung im Epifluoreszenzmikroskop. Es wurde angestrebt, im Mittel 8 Ciliaten pro Unterprobe zu analysieren. Dabei wurde auf den fluoreszierenden Nahrungsvakuoleninhalt fokussiert und die gut sichtbaren, z.T. in Gruppen zusammenliegenden Bakterien gezählt. Es ließ sich deutlich im Mikroskop zwischen außen liegenden und ingestierten Bakterien unterscheiden.

Die Aufnahmerate an Bakterien berechnete sich nach folgender Formel

$$\text{BZ/Ciliat} \cdot h = (\text{MVZ} + (\text{NVZ}/1 \text{ min} \times 60)) \times \text{MBZ/Vak} \quad (\text{F } 12)$$

MVZ : mittlere Nahrungsvakuolenzahl/Ciliat

NVZ/ 1 min : mittlere Zahl neugebildeter Nahrungsvakuolen/ 1 min
im Ciliateninneren

MBZ/Vak : mittlere Bakterienzahl/Nahrungsvakuole

Ersetzt man die Bakterienzahl sowie den Ciliaten durch die jeweiligen Zellvolumina, läßt sich die aufgenommene Bakterienbiomasse/Ciliatenbiomasse berechnen und damit der pro h aufgenommene Prozentsatz des Körpervolumens kalkulieren.

3.6 Die transmissionselektronenmikroskopische Präparation

Diese Präparate sollten Auskunft über den Vakuoleninhalt bei Ciliaten geben und dienen somit der Prüfung auf Bakterivorie. Hierzu wurden am 10.3.86 Ciliaten extrahiert und einzeln isolierte Ciliaten der Familie Trachelocercidae und der Gattung Frontonia über Osmiumtetroxid-Dampf vorfixiert. Anschließend folgte die Überführung in Phosphat gepuffertes Glutaraldehyd (3 %) mit Saccharose und Nachfixierung mit 2 %-iger Osmiumtetroxidlösung. Zur Entwässerung wurde die Alkoholreihe verwandt und die Objekte einzeln in ERL-Epoxidharz eingebettet. Es wurden sowohl Semi- als auch Ultradünnschnitte von einzelnen Ciliaten angefertigt. Zur Kontrastierung der 0,5 µm starken Semidünnschnitte fand Mallory's Borax-Methylenblaufärbung, verändert nach Richardson (Richardson et al. 1960), Anwendung. Die Ultradünnschnitte ließen sich mit Bleicitrat nach Reynolds und gesättigter Uranylacetatlösung nachkontrastieren und im Transmissionselektronenmikroskop EM9 S-2 (Firma Zeiss; maximale Auflösung ca. 5 Å) bezüglich des Inhalts des Ciliatenplasmas analysieren.

Eine tabellarische Übersicht aller in dieser Arbeit gemessenen und kalkulierten Parameter sowie die genaue Anzahl der Paralleluntersuchungen findet sich im Anhang (S. 203).

4. Ergebnisse

Generell beziehen sich in dieser Arbeit, falls nichts anderes vermerkt ist, alle Ergebnisse auf Gramm Trockengewicht Sediment (g Tg Sed.), und es ist die Standardabweichung des Mittelwertes als \pm -Wert, beruhend auf dem 95%-Vertrauensbereich (Cavalli-Sforza 1974), angegeben. Zusätzlich wird die Anzahl der gemittelten Untersuchungsergebnisse (n) vermerkt.

Die Analysen umfassen dabei die gesamte obere Sedimentschicht von 0 bis 5 cm Tiefe, da mit den benthischen Ciliaten eine im interstitiellen Porenraum äußerst vagile Faunengruppe erfaßt wurde.

Die Abundanzbestimmungen für Ciliaten wurden aus einem sehr umfangreichen Datenmaterial gewonnen. Die Vielzahl der durchgeführten Extraktionen war durch die vorgefundene, ungleichmäßige Verteilung der Ciliatenabundanz in den Parallelproben begründet. So betrug für Station 1 der Faktor, um den sich das Minimum der Ciliatenzahl vom Maximum desselben Tages unterschied, bei jeweils 9 gemittelten Parallelanalysen durchschnittlich $14 \pm 6,5$ (n=45). Auch bei Station 2 ergab sich ein gleichhoher Faktor ($14 \pm 6,2$; n=44). Hierdurch resultierte bei den Abundanzangaben ein Schwankungsbereich des Mittelwerts von 30-50 %, beruhend auf dem 95%-Vertrauensbereich (Kb). Die Höhe dieses Schwankungsbereiches mag verwundern, doch ist sie mit der hohen Beweglichkeit der Ciliaten im interstitiellen Porenraum erklärbar. Ein hoher Schwankungsbereich um den Mittelwert könnte jedoch ebenso für ein Indiz auf sich abzeichnende Veränderungen innerhalb der Population gewertet werden. Das würde bedeuten, daß die Ciliatengemeinschaften ständig einem kurzzeitigen Wechsel unterliegen.

Versuche, die Ciliatenabundanz verbessert mittels einer Probennahme durch Taucher erfassen zu können, schlugen fehl. Deshalb wurde zur Probengewinnung routinemäßig der Van-Veen Backengreifer eingesetzt. Insgesamt wurden aus dem bei Station 1 und 2 gewonnenen Probenmaterial 714 bzw. 645 Einzelextraktionen und damit Zählungen vorgenommen. Dabei ließen sich summarisch betrachtet 7,3 bzw. 5,9 kg Sandsediment (Trockengewicht) verarbeiten, worin rund 98000 bzw. 78000 Ciliaten gezählt werden

konnten. In der Zählchale waren nach erfolgter Extraktion immer mehr als 30 Ciliaten zu finden. Somit war bei jeder Zählung eine ausreichende Ciliatenmenge gegeben. Deren Anzahl wurde anschließend auf das Sedimenttrockengewicht bezogen.

Da an dieser Stelle nicht sämtliche Zählergebnisse aufgelistet werden können, seien exemplarisch (Tab. 6 und 7) die Extraktions-ergebnisse der Proben des 4.8.88 und die daraus errechneten Längenklassen, Biovoluminaklassen und Ernährungstypi aufgeführt.

Tab. 6) Die Einzelergebnisse der Ciliatenzählung vom 4.8.88.

Datum	Untt. d	Sed. °C	Sedim. g	Sedtiefe cm	Extr. Nr.	LÄKL 1 N	CZ N	TZ N	RZ N	KZ N	GLZ N	FZ N	PZ N	LZ N	CDZ N	LVZ N	Teilz. N	LÄKL 2 N	LÄKL 3 N	CARZ N	HERBZ N	BAKZ N	OMNZ N
4.08.1988	0	13	5,9	7	1	1	64	2	2	0	2	2	0	0	0	0	0	8	55	0	22	36	5
4.08.1988	0	13	5,3	5	2	0	55	9	6	0	0	0	0	0	0	0	0	15	40	0	19	26	9
4.08.1988	0	13	7,9	3	3	1	304	22	22	1	0	2	0	0	0	0	0	47	256	0	109	171	23
4.08.1988	0	13	11,3	5	4	5	437	53	15	0	0	0	0	1	0	0	0	69	363	1	136	242	58
4.08.1988	1	13	10,0	4	5	4	341	51	22	0	0	1	0	2	0	0	0	76	261	2	110	174	55
4.08.1988	1	13	10,3	5	6	2	232	27	7	0	3	0	0	0	0	0	0	37	193	0	71	128	32
4.08.1988	1	13	6,6	7	7	1	143	12	5	1	0	1	0	0	0	0	1	19	123	0	47	83	13
4.08.1988	1	13	6,6	7	8	2	48	6	3	1	0	0	0	0	0	0	0	10	36	0	15	25	8
4.08.1988	2	13	11,5	6	9	4	263	26	25	0	5	0	0	0	0	0	0	56	203	0	92	135	35

In Tab. 6) sind im einzelnen dargestellt:

- der Probennahmetag (Datum)
- der Untersuchungstag, an dem die Zählung erfolgte (Untt.), wobei die Ziffer 0 bedeutet, daß Untersuchungstag und Probennahmetag identisch sind; somit meint die Ziffer 1 hier den 5.8.88 als Untersuchungstag
- die Sedimenttemperatur (Sed.)
- die zur Extraktion verwendete Sedimentmenge (Sedm.)
- die Sedimenttiefe, bis zu der die Extraktion erfolgte (Sedtiefe)
- die Nummer der Extraktion (Extr. Nr.)
- die Anzahl der Ciliaten der Längensklasse 1 ($\geq 1000 \mu\text{m}$) (LÄKL-1 N)
- die Zahl der insgesamt gezählten Ciliaten (CZ N)
- die Zahlen der Trachelocerciden (TZ N) und der Gattungen:
Remanella (RZ N), Kentrophorus (KZ N), Geleia (GLZ N), Frontonia (FZ N),
Pseudoprorodon (PZ N), Loxophyllum (LZ N), Condyllostoma (CDZ N) sowie
der Art Loxophyllum vermiforme (LVZ N)
- die Zahl der Ciliaten, die sich in Teilung befanden (Teilz. N)
- die Zahl der Ciliatenlängensklasse 2 ($\approx 200 \mu\text{m}$) (LÄKL-2)
- die Zahl der Ciliatenlängensklasse 3 ($\approx 30 \mu\text{m}$) (LÄKL-3)
- die Zahlen der überwiegend carnivoren, überwiegend herbivoren, überwiegend bakterivoren und omnivoren Ciliaten (CARZ N, HERBZ N, BAKZ N, OMNZ N).

Da diese Zählraten untereinander in dieser Art und Weise nicht zu vergleichen waren, wurden die Werte auf Gramm Trockengewicht bezogen. Die daraus resultierenden Zahlen zeigt Tab. 7), wobei dort nur noch die häufiger vorkommenden Gruppen der Ciliaten aufgeführt sind.

Tab. 7) Die Einzelergebnisse der Ciliatenzählung vom 4.8.88 bezogen auf Gramm Trockengewicht (g Tg) (oberer Tabellenteil) und auf Prozent (unterer Tabellenteil)

Datum	Uf. Nr.	GCZ	GTZ	GRZ	Äol. 1	Äol. 2	Äol. 3	CARZ	HERZ	BAKZ	OMMZ	Miozel 1	Miozel 2	Miozel 3	GCZ	GCZ
		N/g Tg	N/g Tg	N/g Tg	N/g Tg	N/g Tg	N/g Tg	N/g Tg	N/g Tg	N/g Tg	N/g Tg	g/g Tg	g/g Tg	g/g Tg	g/g Tg	g/g Tg
4.08.1988	0	1	10,25	0,34	0,34	0,17	1,35	9	0	3,72	6,09	0,85	40873	27054	11160	99087
4.08.1988	0	2	10,38	1	1,13	0	2,85	7,55	0	3,59	4,91	1	0	56634	9042	45498
4.08.1988	0	3	38,41	2,78	2,78	0,13	5,94	32,34	0	13,77	21,6	2,91	45483	118762	38812	263057
4.08.1988	0	4	38,58	4,48	1,32	0,44	6,09	32,05	0,09	12,01	21,37	5,12	158926	121844	38440	319230
4.08.1988	1	5	34	5,09	2,19	0,4	7,58	26,03	0,2	10,97	17,35	5,48	143598	151576	31233	326406
4.08.1988	1	6	22,51	2,42	0,48	0,19	3,59	18,73	0	6,89	12,42	3	69842	71803	22472	164137
4.08.1988	1	7	21,82	1,83	0,76	0,15	2	18,76	0	7,17	12,46	1,98	54920	57971	22517	135408
4.08.1988	1	8	7,23	0,92	0,46	0,31	1,53	5,49	0	2,29	3,82	1,22	109890	30525	4593	147009
4.08.1988	2	9	22,89	2,24	2,18	0,35	4,87	17,46	0	8,01	11,73	3,05	125305	97459	21197	243941
M. Nr. 1-9	n=9	22,97	2,39	1,32	0,34	3,98	18,62	0,03	7,60	12,44	2,73	85429	81514	22390	189333	0,0208
Σ		12,02	1,73	0,93	0,15	2,38	10,49	0,07	4,26	7,11	1,79	55189	45960	12781	97534	0,0107
± 95 %		9,36	1,33	0,72	0,12	1,83	8,23	0,05	3,28	5,48	1,38	42496	35389	9841	75101	0,0082

Datum	Uf. Nr.	Bdr. Nr.	GCZ N/g Tg	IZ %	RZ %	Äol. 1 %	Äol. 2 %	Äol. 3 %	CARZ %	HERZ %	BAKZ %	OMMZ %	GCZ g/gCC / N/g Tg	Miozel 1 %	Miozel 2 %	Miozel 3 %
4.08.1988	0	1	10,25	3,13	3,13	1,56	12,5	85,94	0	34,38	56,25	7,81	0,0109	61,43	27,3	11,26
4.08.1988	0	2	10,38	16,36	10,91	0	27,27	72,73	0	34,55	47,27	16,36	0,0072	0	84,21	13,79
4.08.1988	0	3	38,41	7,24	7,24	0,33	15,44	84,21	0	35,86	56,25	7,57	0,0223	22,4	58,49	19,11
4.08.1988	0	4	38,58	12,13	3,43	1,14	15,79	83,07	0,23	31,12	53,38	13,27	0,0351	49,78	38,17	12,05
4.08.1988	1	5	34	14,96	4,45	1,17	22,29	76,54	0,59	32,26	51,03	16,13	0,0359	43,99	44,44	9,67
4.08.1988	1	6	22,51	11,64	3,02	0,86	15,93	83,19	0	30,6	55,17	13,79	0,0181	42,54	43,75	13,69
4.08.1988	1	7	21,82	8,39	3	0,7	13,29	86,01	0	32,87	58,04	9,09	0,0149	40,56	42,81	16,63
4.08.1988	1	8	7,23	12,5	6,25	4,17	20,83	75	0	31,25	52,08	16,67	0,0162	74,73	20,76	4,99
4.08.1988	2	9	22,89	9,89	9,31	1,52	21,29	77,19	0	34,98	51,33	13,31	0,0268	51,34	39,95	8,69
M. Nr. 1-9	n=9		22,97	10,49	5,88	1,27	16,30	80,43	0,09	33,10	53,64	12,47	0,02	42,98	44,88	12,14

GCZ: Gesamtciliatenzahl

GTZ: Trachelocercidenzahl

GRZ: Remanellazahl

Weitere Erklärungen der Abkürzungen s. Tab. 6).

In Tab. 7) ist eine Auswahl der Werte von Tab. 6) dargestellt und die Zellzahlen jeweils auf Gramm Trockengewicht Sediment bezogen. Dadurch ergeben sich die gebrochenen Werte bei den Zellzahlen. Konnten keine Ciliaten in bestimmten Kategorien gefunden werden, so resultierten auch weiter keine auf diesen Kategorien fußenden Werte. Zusätzlich erfolgte in Tab. 5) aus den Längenklassen die Berechnung der entsprechenden Biovoluminaklassen (Biovol-1,

Biovol.2, Biovol.3). Diese ergaben addiert die Gesamtciliatenbiomasse (GCB), die als Volumen- ($\text{c}\mu\text{m}$) und, mit $1,1 \times 10^{-7}$ multipliziert, als Kohlenstoff-Wert (μgCC) dargestellt wird. Im oberen Tabellenteil werden alle Angaben auf Anzahl (N) pro g Tg bezogen und daraus der Mittelwert (M) der 9 Parallelen, die Standardabweichung (Std.) und der 95 %-Vertrauensbereich ($\pm 95 \% \text{ Kb}$) gebildet. Im unteren Tabellenteil ist eine Wertauswahl in Prozent (%) der jeweiligen Zahl bzw. Biomasse dargestellt, und es wird hierfür ebenfalls der Mittelwert (M) aus den 9 Parallelen angegeben.

Eine exakte Interpretation dieser beispielhaft aufgeführten Ergebnisse soll unterbleiben. Es kann jedoch insgesamt festgehalten werden, daß die Einzelwerte jeder Extraktion zum Großteil in der gleichen Größenordnung, wenn nicht sogar dicht beieinander, angesiedelt sind.

Die für alle Probennahmetage analog bestimmten Mittelwerte wurden zur Gewinnung der qualitativen und quantitativen Aussagen herangezogen.

4.1 Die qualitative Zusammensetzung der Ciliatenfauna

Während des gesamten Untersuchungszeitraums wurden immer wieder stichprobenartige Analysen der Artenzusammensetzung der Ciliatenfauna durchgeführt. Dabei konnte aufgrund des geringen Zahlenvorkommens einzelner Arten/Probe und der bisher generellen Unmöglichkeit, Sedimentciliaten in Kultur zu nehmen, nur selten eine Bestimmung bis zur Art vorgenommen werden. Die zur Bestimmung der Ciliaten benutzte Literatur bestand aus Kahl (1935), Bock (1951), Dragesco (1960), Raikov (1962), Borrer (1973), Hartwig (1973 a) und Wright (1983). Die grobe, qualitative Faunenzusammensetzung unterschied sich an beiden Probenorten nicht.

Eine anschauliche Zusammenstellung einiger, einfach zu erkennender benthischer Ciliaten gibt Abb. 2).

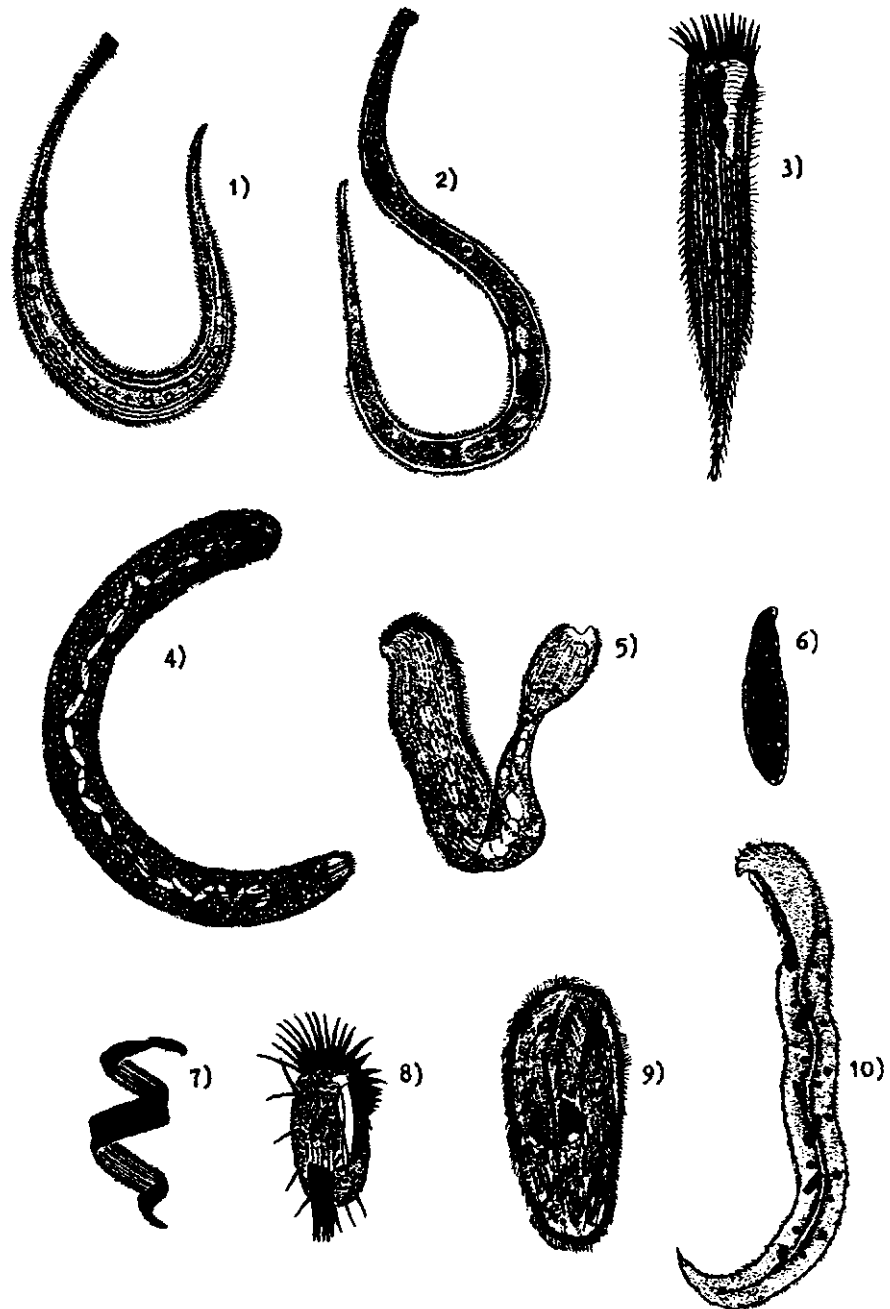


Abb. 2) Auswahl einiger, im Untersuchungsgebiet vorkommender Ciliaten:

1) Trachelocercidae 2) Geleia spec. 3) Condyllostoma spec.

4) Pseudoprorodon spec. 5) Loxophyllum veruiforme 6) Loxophyllum spec.

7) Kentrophorus spec. 8) Euplotes spec. 9) Frontonia spec. 10) Remanella sp.

(Ciliatenabbildungen, nicht maßstabsgetreu, entnommen aus: Fenchel (1969)).

Eine Auflistung der näher bestimmten Ciliaten ist in Tab. 8) gemeinsam für die Stationen 1 und 2 vorgenommen.

Tab. 8) Zusammenstellung der an Station 1 und 2 vorkommenden Ciliaten, ihrer angenäherten Biovolumina, ihrer überwiegenden Ernährung sowie des von ihnen bevorzugten Redoxbereiches (neben Eigenbeobachtungen fanden Literaturangaben von Kahl (1935) und Fenchel (1968 a, 1969) Verwendung).

Ciliatentypus bzw. Ciliatenart	angenähertes ₃ Biovolumen μm^3	überwiegende Ernährung	bevorzugter Redoxbereich
Aspidisca spec.	1200	bakterivor	oxisch
Aspidisca spec.	1200	bakterivor	oxisch
Cyclidium spec.	1200	bakterivor	oxisch
Uronema spec.	1200	bakterivor	oxisch
Trachelostyla spec.	1200	bakterivor	oxisch
Holosticha spec.	1200	bakterivor	oxisch
<u>Oxytricha aeruginosa</u>	1200	bakterivor	oxisch
Euplotes spec.	1200	bakterivor	oxisch
Euplotes spec.	1200	bakterivor	suboxisch
Pleuronema spec.	1200	bakterivor	suboxisch
Metopus spec.	1200	bakterivor	anoxisch
Spirostomum spec.	20000	bakterivor	oxisch
Discocephalus spec.	1200	herbivor	oxisch
Diophrys spec.	1200	herbivor	oxisch
Ciliofaurea spec.	1200	herbivor	oxisch
Euplotes spec.	1200	herbivor	oxisch
Pleuronema spec.	1200	herbivor	oxisch
Mesodinium spec.	1200	herbivor	suboxisch
Chlamydomon spec.	20000	herbivor	oxisch
Frontonia spec.	20000	herbivor	oxisch
Prorodon spec.	20000	herbivor	oxisch
Anigsteinia spec.	20000	herbivor	oxisch
<u>Condylostoma fijeldi</u>	20000	herbivor	oxisch
Remanella spec.	20000	herbivor	oxisch
Remanella spec.	20000	herbivor	suboxisch
Paraspathidium spec.	20000	herbivor	suboxisch
Coleps spec.	1200	carnivor	oxisch
Lacrymaria spec.	20000	carnivor	suboxisch
Loxophyllum spec.	20000	carnivor	oxisch
Litonotus spec.	20000	carnivor	oxisch
<u>Pseudoprorodon arenicola</u>	20000	carnivor	oxisch
<u>Loxophyllum vermiforme</u>	360000	carnivor	oxisch
Uronychia spec.	1200	omnivor	oxisch
Geleia spec.	20000	omnivor	suboxisch
Trachelocercidae, 4 Typi	20-360000	omnivor	suboxisch
Condylostoma spec.	360000	omnivor	oxisch
<u>Kentrophorus fasciolutum</u>	20000	sympiotische Bakterien	suboxisch

Aus Tab. 8) läßt sich somit für den Standort Gabelsflach das Vorkommen von etwa 40 verschiedenen Ciliaten entnehmen. Da eine Artidentifizierung der "Kleinformen" aufgrund ihrer sehr hohen Beweglichkeit unmöglich war, ist jedoch insgesamt mit einer höheren Artenzahl zu rechnen. Diese wird schätzungsweise zwischen 50 und 60 angesiedelt sein. Auf die Ernährungsweise sowie die Bedeutung des Redoxbereichs für Ciliaten wird unter dem Kapitel 4.2 bzw. 4.5.5 näher eingegangen.

Besonders leicht erkennbar waren immer wieder sehr auffällige (≥ 1 mm Länge) Exemplare der Species Loxophyllum vermiforme (s. Abb. 2 Nr. 5). Ferner traten jedesmal Vertreter der im Habitus "wurm-förmigen" Familie der Trachelocercidae auf. Bemerkenswerterweise fand sich auch mehrfach die Art Kentrophorus fasciolatum, ein mit ektosymbiotischen Bakterien, wahrscheinlich Schwefeloxidierer (Kahl 1935, Faure-Fremiet 1950), behafteter Ciliat (s. Abb. 2 Nr. 7). Da das Auftreten dieses Ciliaten in besonderem Maße mit den Redoxverhältnissen verbunden sein sollte, wird es bei 4.5.5 gesondert erläutert.

Bemerkenswert war ferner das vollständige Fehlen von sessilen, peritrichen Ciliaten, welche im Süßwasser gehäuft vorkommen können (Small 1973). Selbst wenn mit Hilfe der Extraktionstechnik Vertreter dieser als Bakterienfresser bedeutenden Ciliatengruppe nicht quantitativ abgelöst worden wären, hätten zumindest sporadisch einzelne Individuen auftreten müssen. Somit fehlen peritriche Ciliaten als Aufwuchsformen auf den Sandkörnern bei der Station Gabelsflach. Das könnte mit den am Standort vorkommenden Sedimentumlagerungen (s. 4.5.2) erklärbar sein. Ebenfalls konnten niemals Vertreter mariner Rhizopoden entdeckt werden. Diese Tatsache dürfte jedoch vornehmlich methodisch begründet sein (vgl. Sawyer 1980). Auch ein Vorkommen von farblosen, heterotrophen Mikroflagellaten ließ sich über die stereomikroskopische Beobachtung nicht erfassen. Dieser Umstand mag an den extrem geringen Abmessungen der Flagellaten ($0,5-8 \mu\text{m}$) liegen. Es hätten jedoch bei der sehr häufig erfolgten Probenanalyse (s. 4.2) wenigstens einmal zumindest Massenvorkommen auffallen müssen, was

aber nie der Fall war. Somit sind die Ciliaten - unter Vernachlässigung der Foraminiferen (vgl. Weinholz 1985) - als die vorherrschende Protozoengruppe bei Gabelsflach anzusprechen.

Zunächst soll kurz auf die Gruppe der nicht näher bestimmten Ciliaten eingegangen werden.

Tab. 9) Gegenüberstellung der Gesamtciliatenzahl und der Zahl der "kleinen" Ciliaten (LAKL.3) zu den einzelnen Probennahmetagen für Station 1 (10 m) und 2 (12 m) bei Gabelsflach

Datum	Stat. 1 n	GCZ 1 N/g Ts	Std	LAKL.3 N/g Ts	Std	Stat. 2 n	GCZ 2 N/g Ts	Std	LAKL.3 N/g Ts	Std
12.2.86	4	0,62	0,43	0,62	0,43	1	1,05	0	1,05	0
10.3.86	4	2,05	0,51	1,93	0,45	6	2,04	1	1,96	1,84
13.5.86	5	4,83	3,98	4	3,95	5	10,42	6,75	10,42	6,75
21.5.86	4	20,87	11,75	18,79	11,15	4	26,48	28,06	23,00	27,52
29.5.86	8	34,52	24,67	29,82	21,49	8	56,57	25,69	50,88	21,06
26.6.86	9	31,34	22,15	26,48	17,94	9	48,51	27,63	45,93	26,58
2.7.86	8	13,36	4,43	11,71	4,41	8	18,13	16,33	16,11	13,82
5.8.86	9	28,43	11,87	22,7	9,41	9	87,03	56,96	80,54	55,41
14.8.86	9	36,77	30,13	32,55	28,84	9	71,37	33,26	66,95	30,9
23.9.86	9	28,08	17,94	23,04	15,14	9	13,1	10,83	9	10,24
7.10.86	9	36,2	21,47	28,46	17,43	9	31,47	14,31	23,11	15,48
22.10.86	9	39,73	21,24	31,91	18,58	9	30,23	15,71	24,63	13,62
5.11.86	9	42,78	22,41	37,35	21,57	8	23,29	17,38	19,34	14,54
18.11.86	9	23,46	25,84	18	22,87	9	11,27	4,24	7,34	3,44
3.12.86	9	49,32	40,44	34,26	34,79	9	13,09	6,09	9,96	6,09
12.12.86	5	32,18	11,14	25,24	6,49	6	69,85	71,34	57,74	63,52
17.12.86	6	41,61	18,91	34,84	14,39	4	16,9	12,4	11,86	10,44
7.1.87	9	38,94	18,24	22,47	15,33	7	37,1	23,84	23,86	12,62
27.1.87	9	11,66	8,27	9,34	6,54	9	9,23	5,72	8,09	5,12
10.2.87	7	12,64	8,18	10,96	7	9	19,69	7,29	17,53	7,79
25.2.87	9	4,94	3	3,63	2,72	9	7,18	5,37	6,04	4,62
19.3.87	9	4	3,02	3,31	2	9	10,96	6,29	10,21	6
1.4.87	9	4,67	3,05	3,98	2,72	9	3,09	2,52	2,87	2,38
14.4.87	9	16,59	10,8	13,43	8,81	9	17,92	11,15	14,48	10,07
21.4.87	9	11,11	2,71	5,84	1,87	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
24.4.87	9	14,83	6,72	9,98	5,09	9	34,29	20,43	27,42	16,58
28.4.87	9	30,24	13,3	22,39	11,96	9	24,29	15,3	22,18	13,7
12.5.87	9	35,7	22,78	30,57	21,1	9	47,76	32,06	43,01	27,64
20.5.87	9	33,17	26,7	30,62	25,44	9	80,34	29,37	68,09	22,59
27.5.87	9	20,28	16,91	14,95	13,63	9	13,99	10,2	12,19	9,91
10.6.87	9	22,99	17,78	17,82	13,64	9	38,12	26,5	34,71	25,37
24.6.87	9	30,64	18,93	24,97	16,77	9	11,47	5,66	9,23	5
15.7.87	9	21,86	20,21	20,02	18,11	9	18,45	7,95	16,14	7
20.8.87	9	26,47	17,12	23,48	16,26	9	11,19	8,48	9	7,28
7.9.87	9	49,75	25,54	39,84	21,42	9	12,72	6,24	9,86	5,13
6.10.87	9	33,55	9,43	23,2	8,11	9	38,86	16,21	33,25	14,4
16.11.87	9	19,83	19,13	14,75	14,12	9	12,98	10,89	10,89	9,59
13.1.88	9	8,18	6	6,77	5,39	9	19,04	16,41	15,92	13,8
2.3.88	9	8,68	8,34	6,66	6,76	9	7,13	3,97	6,54	3,74
29.3.88	9	6	3,62	5	3,01	9	3,29	1,44	2,97	1,36
6.4.88	9	17,27	12,1	14,2	10,81	9	8,85	4,04	8,55	3,98
18.4.88	9	16,87	7,64	14,01	6,22	9	7,12	1,85	6	1,83
2.5.88	9	15,61	9	13,11	8	9	8,34	3,83	8,01	3,69
6.7.88	9	15,07	11,29	10,97	8,76	9	7,36	4,33	6,68	4,02
4.8.88	9	22,97	12,02	18,46	10,04	9	5,57	1,76	4,66	1,36
9.9.88	9	19,4	6,99	14,11	5,83	9	16,04	7,12	13,24	5,96

In Tab. 9) ist neben der Gesamtciliatenzahl (GCZ) und der Zahl der "kleinen" Ciliaten (LAKL.3) die zugehörige Standardabweichung (Std.) und die Untersuchungszahl (n) für beide Stationen (1 und 2) getrennt angegeben (n.d.: Wert nicht bestimmt).

Es geht aus dieser Tabelle hervor, daß die "kleinen" Ciliaten jeweils den Großteil an der Gesamtzahl stellten.

Unter den näher identifizierten Ciliaten dominierte die Gruppe der Trachelocerciden. Deren Abundanzen sollen zusammen mit den Werten für die Ciliaten vom Typ *Remanella* nun gesondert betrachtet werden.

Die Wahl gerade diese Ciliaten näher zu untersuchen fiel dabei zum einen auf die Familie der Trachelocercidae, da deren Vertreter besonders leicht zu identifizieren sind (Abb. 2 Nr. 1). Sie stellen typische Sandlückenbewohner, die in ihrer Ernährung carnivor bzw. omnivor sind (Bock 1953, Fenchel 1969). Zum anderen wurde die Gattung *Remanella* ausgewählt, da Vertreter dieser Gattung (Abb. 2 Nr. 10) zu den sich überwiegend herbivor ernährenden Formen zu zählen sind (Fenchel 1968 a). Außerdem wurden bei ihrem Gattungspendant aus dem Süßwasser - *Loxodes* - für Protozoen bemerkenswerte physiologische Anpassungen gefunden (Finlay 1981, Finlay et al. 1983, Fenchel & Finlay 1984).

In Tab. 10) sind für die einzelnen Probennahmetage, nach Stationen getrennt, die Gesamtciliatenzahl (GCZ) sowie die zugehörigen Werte für die Trachelocerciden (GTZ) und die Gattung *Remanella* (GRZ) verbunden mit den jeweiligen Standardabweichungen (Std.) und der Zahl der Parallelen (n) aufgeführt.

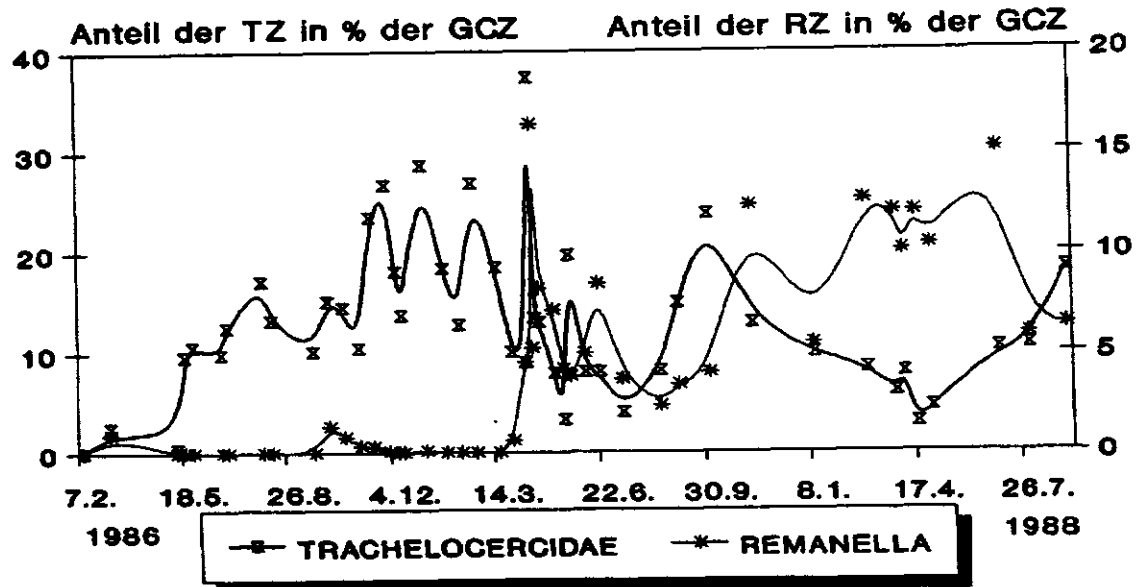
Tab. 10) Gegenüberstellung der Gruppen der Trachelocerciden und Remanellen mit der Gesamtciliatenzahl für die 10 und 12 m Station

Datum	Station 1 n	GCZ /g Tg N	Sid	GTZ /g Tg N	Sid	GRZ/g Tg N	Sid	Station 2 n	GCZ /g Tg N	Sid	GTZ /g Tg N	Sid	GRZ /g Tg N	Sid
12.2.86	4	0,62	0,43	0	0	0	0	1	1,05	0	0	0	0	0
10.3.86	4	2,05	0,31	0,04	0,03	0,01	0,03	6	2,04	1	0,07	0,11	0	0
13.3.86	5	4,83	3,98	0,03	0,07	0	0	5	10,42	6,75	0	0	0	0
21.3.86	4	20,87	11,75	1,84	0,87	0	0	4	26,48	28,06	3,23	2,13	0	0
29.3.86	8	34,52	24,67	4,13	3,12	0	0	8	56,57	25,69	5	4,85	0	0
26.4.86	9	31,34	22,15	4,22	4,11	0	0	9	48,51	27,63	2,04	1,35	0	0
27.8.86	8	13,36	4,45	1,51	0,73	0	0	8	18,13	16,33	1,88	2,83	0	0
5.8.86	9	28,43	11,87	4,96	2,89	0	0	9	87,03	56,96	4	1,64	0	0
14.8.86	9	36,77	30,13	3,38	1,39	0	0	9	71,37	33,26	3,73	3,22	0	0
23.9.86	9	28,08	17,94	2,31	2,64	0	0	9	13,1	10,83	1,46	1,52	0	0
7.10.86	9	36,2	21,47	5,05	3,62	0,1	0,3	9	31,47	14,31	6	5,38	0	0
22.10.86	9	39,73	21,24	5,75	2,49	0,26	0,52	9	30,23	15,71	4	3	0,02	0,06
5.11.86	9	42,78	22,41	3,84	1,94	0,13	0,16	8	23,29	17,38	3,46	5,39	0,03	0,07
18.11.86	9	23,46	25,84	4,23	3,21	0,11	0,34	9	11,27	4,24	2,86	1	0	0
3.12.86	9	49,32	40,44	11,44	7,76	0,02	0,06	9	13,09	6,09	2,39	1,49	0	0
12.12.86	5	32,18	11,14	6	5,23	0	0	6	69,85	71,34	11,1	8,96	0	0
17.12.86	6	41,61	18,91	6,05	3,61	0	0	4	16,9	12,4	4,47	1,72	0	0
7.1.87	9	30,94	18,24	8,08	5,25	0,04	0,11	7	37,1	23,86	12,52	12,19	0	0
27.1.87	9	11,66	8,27	2,21	2,33	0	0	9	9,23	3,72	1,04	0,6	0	0
10.2.87	7	12,64	8,18	1,59	0,99	0	0	9	19,69	7,29	1,92	1,12	0	0
25.2.87	9	4,94	3	1,25	0,75	0	0	9	7,18	5,37	1,07	0,99	0	0
19.3.87	9	4	3,02	0,81	0,74	0	0	9	10,96	6,29	0,54	0,34	0	0
1.4.87	9	4,67	3,05	0,34	0,55	0,08	0,15	9	3,09	2,52	0,13	0,18	0,03	0,09
14.4.87	9	16,59	10,1	1,63	1,16	1,03	1,36	9	17,92	11,15	0,92	0,95	0,11	0,27
21.4.87	9	11,11	2,71	4,23	1,76	0,57	0,4	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
24.4.87	9	14,83	6,72	1,63	0,94	2,35	1,93	9	34,29	20,43	4,57	3,81	0,91	0,68
28.4.87	9	30,24	13,3	3	2,11	2,51	2,98	9	24,29	15,3	1,34	1,87	0,28	0,18
12.5.87	9	35,7	22,78	2,37	1,19	2,18	2,27	9	47,76	32,06	3,52	5,22	0,32	0,44
20.5.87	9	33,17	26,7	0,85	0,78	1,33	1,25	9	80,34	29,37	7,39	5,08	2,32	1,89
27.5.87	9	20,28	16,91	3,68	2,74	0,86	1,22	9	13,39	10,2	0,74	0,52	0,17	0,28
10.6.87	9	22,59	17,78	1,96	2,23	1,58	1,72	9	38,12	26,5	2,53	1,13	0,21	0,28
24.6.87	9	30,64	18,93	2,46	1,77	2,06	1,15	9	11,47	5,66	1,82	1,09	0,08	0,13
13.7.87	9	21,86	20,21	1,08	1,94	0,89	0,57	9	18,25	7,95	1,06	1,19	0,85	0,78
20.8.87	9	26,47	17,12	1,57	0,88	0,7	0,66	9	11,19	8,48	0,83	0,79	0,14	0,19
7.9.87	9	49,75	25,34	6,71	3,82	1,66	1,18	9	12,72	6,24	2,02	1,49	0,38	0,36
6.10.87	9	33,53	9,43	7,93	4,84	1,45	1,19	9	38,86	16,21	3,66	1,64	1,18	1,44
16.11.87	9	19,83	19,13	5,11	4,16	1,62	1,03	9	12,98	10,89	1,66	1,52	0,1	0,13
13.1.88	9	8,18	6	0,76	0,53	0,42	0,43	9	19,04	16,41	1,66	1,65	0,94	0,79
2.3.88	9	8,68	8,34	0,82	0,91	1,05	1,05	9	7,13	3,97	0,3	0,44	0,14	0,26
29.3.88	9	6	3,62	0,34	0,22	0,8	0,65	9	3,29	1,44	0,18	0,09	0,06	0,1
6.4.88	9	17,27	12,1	1,21	0,88	1,57	1,11	9	8,85	4,04	0,23	0,12	0,04	0,07
18.4.88	9	16,87	7,24	0,3	0,3	2,06	1,39	9	7,12	1,85	0,25	0,21	0,18	0,13
2.5.88	9	15,61	9	0,56	0,26	1,44	1,28	9	8,54	3,83	0,11	0,11	0,16	0,13
6.7.88	9	15,07	11,29	1,48	1,42	2,08	1,49	9	7,38	4,33	0,41	0,42	0,15	0,13
4.8.88	9	22,97	14,02	2,47	1,38	1,38	0,87	9	5,57	1,76	0,74	0,31	0,09	0,19
9.9.88	9	19,4	6,99	3,23	1,25	1,13	0,85	9	16,04	7,17	1,66	1,39	0,19	0,14

(n.d.: Wert nicht bestimmt)

Es ist in Tab. 10) zu erkennen, daß die Trachelocerciden (GTZ) und die Vertreter der Gattung Remanella (GRZ) nur geringe Anteile an den Abundanzen der Gesamtciliatenzahl (GCZ) aufweisen. Da diese beiden Ciliaten jedoch den Hauptteil der näher bestimmten Protozoen bildeten, sollen sie nach Stationen getrennt (Abb. 3 und 4) in der prozentualen Veränderung ihrer Abundanz über 2,5 Jahresgänge betrachtet werden.

Trachelocercidae- und Remanella-Anzahl Veränderung von Feb. 1986 bis Sep. 1988

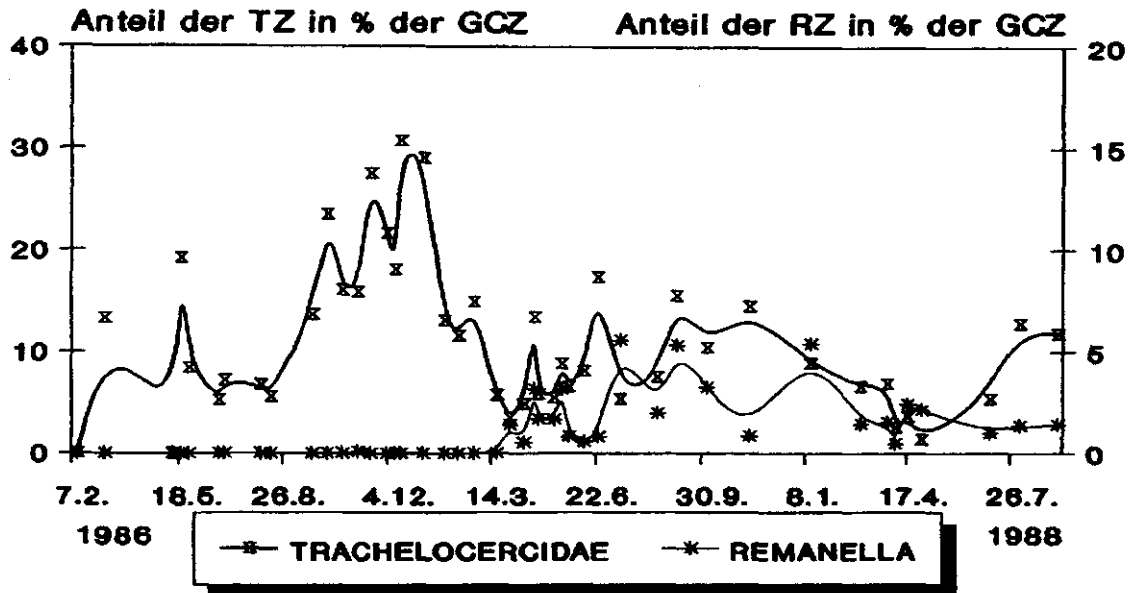


Mittelwerte (n=9); Station 1, 10 m

Abb. 3) Zeitliche Veränderung des prozentualen Anteils der Trachelocerciden- (TZ) und Remanellazahl (RZ) an der Gesamtciliatenzahl (GCZ) bei 10 m. Für beide Ciliatenwerte wurde die Ausgleichskurve durch die Meßpunkte gelegt. Die Skala für die Trachelocerciden ist links, die für Remanellen rechts angegeben (näheres s. Text).

Insgesamt ist bei der 10 m Station (Stat. 1) eine starke Schwankung bei den Trachelocercidenwerten festzustellen. Sie weisen den geringsten Anteil an der Gesamtzahl im Februar 1986, im Juli 1987 und im April 1988 auf. Maximal erreichen sie ca. 40 % an der Gesamtzahl (21.4.87). Zu den Remanellawerten scheint ein nahezu gegenläufiger Kurvenverlauf zu bestehen. Das könnte auf eine mögliche Reduzierung der herbivoren Remanellen durch die carnivor/omnivoren Trachelocerciden hindeuten. Die Prozentangaben für die Remanellen liegen deutlich unter denen der Trachelocerciden.

Trachelocercidae- und Remanella-Anzahl Veränderung von Feb. 1986 bis Sep. 1988



Mittelwerte (n=9); Station 2, 12 m

Abb. 4) Zeitliche Veränderung des prozentualen Anteils der Trachelocerciden- (TZ) und Remanellazahl (RZ) an der Gesamt-ciliatenzahl (GCZ) bei 12 m. Für beide Ciliatenwerte wurde die Ausgleichskurve durch die Meßpunkte gelegt. Die Skala für die Trachelocerciden ist links, die für Remanellen rechts angegeben (näheres s. Text).

Bei der 12 m Station (Stat. 2) ist im Herbst 1986 ein Maximum der Trachelocercidenwerte festzustellen. Sie zeigen den geringsten Anteil an der Gesamtzahl im Juli/August 1986, Mitte März 1987 und im April 1988. Maximal erreichen sie ca. 30 % an der Gesamtzahl (17. 12.86). Zu den Remanellawerten scheint hier ebenfalls ein nahezu gegenläufiger Kurvenverlauf zu bestehen. Die Prozentwerte für die Remanellen liegen auch hier deutlich unter denen der Trachelocerciden und sogar noch unter den Remanellazahlen bei Station 1 (10 m).

An beiden Stationen konnte aufgrund von anfänglichen Schwierig-

keiten die Identifizierung der Ciliaten der Gattung *Remanella* erst ab 1987 mit Sicherheit erfolgen. Daher fehlen hierzu Daten für 1986.

Eine Interpretation der Mittelwerte der Einzelzählungen soll unterbleiben, da an dieser Stelle noch kein Bezug zu weiteren Parametern vorliegt. Für beide Stationen ist jedoch im Fall der Trachelocercidae ein grob sinusförmiger Kurvenverlauf der Abundanz erkennbar. Dieser weist ein Maximum im Herbst/frühen Winter und ein Minimum etwa für April/Mai auf. Der Anteil dieser sehr artenreichen Familie an der Gesamtciliatenzahl liegt gewöhnlich unter 15 %. Für die Ciliaten der Gattung *Remanella* besteht scheinbar kein ausgeprägter Jahresgang. Sie stellen einen geringeren Anteil an der Gesamtzahl, als die Trachelocerciden. Daß für diese vorwiegend herbivoren Ciliaten kein deutlicher Jahresgang vorliegt, mag erstaunen. Gerade herbivore Protozoen müßten - theoretisch betrachtet - auf die sich im Jahresgang ändernde Zahl der Primärproduzenten deutlich reagieren. Jedoch ist nach Fenchel (1969) diese Gattung nicht streng monophag, sondern kann neben sedimentiertem Phytoplankton oder vorhandenem Mikrophytobenthos auch durchaus Ciliaten und Phytoflagellaten als Nahrung nutzen. Außerdem könnten diese Ciliaten durch ciliatenfressende Organismen so reduziert werden, daß keine Veränderungen in den Abundanzen sichtbar werden.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß die artenmäßige Zusammensetzung der Ciliatenfauna während des Untersuchungszeitraums nahezu konstant blieb. Vertreter der Familie der Trachelocercidae stellten als häufigste Formen an Station 1 durchschnittlich 13 % (n=586) bei Station 2 etwa 10 % (n=517) der Gesamtciliatenzahl. Für die Gattung *Remanella* beliefen sich die Mittelwerte auf 5,1 % bzw. 1,3 %. Von den etwa 40 gefundenen Ciliaten-Typi (s. Tab. 8, S. 35) sind 30 % überwiegend bakterivor, 35 % überwiegend herbivor, 15 % überwiegend carnivor und 17 % omnivor in ihrer Ernährung. Der mit symbiotischen Bakterien behaftete Ciliat Kentrophorus fasciolatum stellt als einzelne Art 2,5 % der Ciliatentypi. "Kleine" Formen ($1200 \mu\text{m}^3$ Biovolumen/Individuum) sind an der Gesamtzahl der Typi zu 48 % vertreten, "mittelgroße" ($20000 \mu\text{m}^3$) zu 45 % und "sehr große" Formen ($360000 \mu\text{m}^3$) zu 7 %.

4.2 Die quantitativen Aspekte der Ciliatengemeinschaften

Vor der Darstellung der Einzelergebnisse soll eine Gegenüberstellung in tabellarischer Form für die Stationen 1 und 2 gegeben werden. Hierzu wurden alle quantitativen Ergebnisse der 2,5 Jahre zusammengefaßt.

Tab.11) Zusammenfassung der quantitativen Ergebnisse für die benthischen Ciliaten (Werte aller ausgewerteten Extraktionen)

Parameter	Station 1	Station 2
Wassertiefe m	10	12
Extraktionszahl n (Σ)	586	517
Sedimentmenge kg (Σ)	5,2	4,2
Sedimenttiefe cm (M)	5,4	4,9
GCZ N/g Tg ($\pm 99\%$ Kb.) (M)	21 ± 2	21 ± 3
GCB $\mu\text{gCC/g Tg}$ ($\pm 99\%$ Kb.) (M)	$0,020 \pm 0,003$	$0,017 \pm 0,003$
Längenklassen		
Läkl.1, 1000 μm (N %)	1	2
Läkl.2, 200 μm (N %)	21	13
Läkl.3, 30 μm (N %)	78	85
Biovolumenklassen		
Biovol.1, 360000 μm^3 (B %)	23	28
Biovol.2, 20000 μm^3 (B %)	58	43
Biovol.3, 1200 μm^3 (B %)	19	29
Ernährungsgruppen		
Überwiegend carnivore (N %)	1	1
Überwiegend herbivore (N %)	31	29
Überwiegend bakterivore (N %)	52	56
omnivore (N %)	15	13

Σ : Summe

M: Mittelwert

N: Anzahl

B: Biomasse

Anmerkung: Die Prozentangaben stellen Mittelwerte dar, die zu ganzen Prozenten auf- bzw. abgerundet wurden.

Aus der Datentabelle 11) geht hervor, daß :

I.) Bei Gabelsflach beide Stationen bezüglich ihrer Durchschnittswerte in der Ciliatenabundanz (GCZ) und -biomasse (GCB) faktisch gleich sind. Auf die Werte der einzelnen Längensklassen, Biovolumenklassen und Ernährungsgruppen trifft das beinahe ebenso zu. Allein für die Längensklasse 2 und die Biovolumenklasse 3 bestehen zwischen den Stationen größere Unterschiede, um das 1,5-fache.

II.) Kleine Ciliaten (Läkl-3) durchschnittlich mit mehr als 75 % den Hauptteil der Ciliatenzahl stellen.

III.) Im Gegensatz dazu die "mittelgroßen" Formen (Biovol.-2) mit mehr als 40 % den Hauptteil an der Biomasse ausmachen. Kleine und sehr große Ciliaten haben etwa gleichhohe Anteile.

IV.) Bakterivore Formen stellen durchschnittlich mehr als 50 % der Gesamtzahl.

Die in Tab. 11) zusammengefaßten Ergebnisse sollen nun in ihren Veränderungen im Jahresgang im einzelnen betrachtet werden. Dabei sind in den folgenden Darstellungen die Mittelwerte gezeigt. Sie beruhen auf Analysen aus 9 Parallelen/Probennahmetag.

Die Jahresgänge von Abundanz und Biomasse zeigen bei Station 1 und 2 die Abb. 5) und 6), wobei die zugehörigen Zahlenwerte im Tabellenanhang (A, C bzw. G; D, F bzw. H) zu finden sind.



Veränderung von Ciliaten-Zahl und -Biomasse vs Zeit



Abb. 6) Zeitliche Änderung der Ciliatenabundanz (GCZ) - Mittelwert \pm Konfidenzbereich (Kb) - und der Ciliatenbiomasse (GCB, Ausgleichskurve) an der 12 m Station (Februar 1986 bis September 1988). Die Skala der Zellzahl ist links, die der Biomasse ist rechts angegeben.

Bei der 10 m Station ist ein deutlicher Jahresgang in der Ciliatenabundanz erkennbar. Grundsätzlich folgt auch die Ciliatenbiomasse diesem Verlauf, da sie auf der Grundlage der Zählungen berechnet worden ist. Ende Oktober 1986 und Ende Mai 1987 sind jedoch hohe Zellzahlen mit niedrigen Biomassewerten verbunden, was auf einen erhöhten Anteil kleiner Ciliaten hindeutet. Die Ciliatenbiomasse hat 1986 und 1987 Maxima Anfang Mai sowie im September/Oktober. 1986 folgt nochmals ein Maximum im November/Dezember. Das Minimum der Ciliatenbiomasse liegt 1987 und 1988 im März/April. Der Durchschnittswert der Gesamtciliatenbiomasse beträgt bei Station 1 $0,019 \pm 0,005 \mu\text{gC} / \text{g Tg}$ ($n=46$).

Die zu Untersuchungsbeginn kalkulierten Biomassewerte müssen als zu gering angesehen werden. Sie beruhen auf der unzureichenden Analyse von nur 4 Parallelextraktionen.

1988 liegen die Abundanz- und Biomassewerte deutlich niedriger, als es in den beiden Jahren zuvor der Fall war. Dieses Ergebnis könnte 1988 vornehmlich durch die geringe Probennahmezahl von nur 10 gegenüber 20 (1987) bzw. 17 (1986) begründet sein. Es muß somit nicht auf Veränderungen im Lebensraum der Ciliaten zurückzuführen sein. Somit könnten hohe Abundanzwerte 1988 einfach nur nicht getroffen worden sein.

Die Ciliaten-Zellzahlen steigen in jedem Jahr vom Minimum (5 Individuen/g Tg im Februar/März) innerhalb nur eines Monats (April) exponentiell an. Der steile Anstieg wird besonders im April 1987 aus der dort in zeitlich kurzen Zeiträumen erfolgten Probennahme deutlich (1.4., 14.4., 21.4., 24.4., 28.4.). In den Jahren 1986 und 1987 beträgt der Faktor, um den die Abundanz in diesem einen Monat ansteigt, 6, 1988 dagegen nur 3. Bevor sich die Ciliatenzahl im Mai auf einen Wert von rund 30 Individuen/g Tg (1986 und 1987) bzw. ca. 15 Ciliaten /g Tg (1988) einstellt, scheint es im Kurvenverlauf Ende Mai 1986 und Ende Mai 1987 eine Art "Überschuß" in der Zellzahl zu geben. Diese peaks werden jedoch zu Beginn des Julis 1986 und des Junis 1987 sogleich wieder stark reduziert. Hiernach scheint die mittlere Ciliatenzahl bis in den Januar hinein konstant zu bleiben. Die in Abb. 5) sichtbaren Schwankungen des Mittelwertes sind während dieses Zeitraumes nicht signifikant, wenn man die 95 %-Vertrauensgrenzen berücksichtigt.

Im Januar 1987 und 1988 setzt ein allmählicher Rückgang der Zellzahlen ein, der ebenso wie der Anstieg etwa 4 Wochen in Anspruch nimmt und schließlich in das Winterminimum mündet. Ein im Winter in Strandsedimenten vorkommendes "Ausweichen" der sehr vagilen Ciliaten in untere Sedimentschichten (Hartwig 1973 b) - verursacht durch niedrige Temperaturen - konnte bei Gabelsflach nicht verifiziert werden. Somit sind die niedrigen Abundanzen im Winter nicht auf eine Abwanderung der Ciliaten in tiefere Sedimentschichten zurückzuführen, sondern in einer echten Reduktion der Zahl begründet.

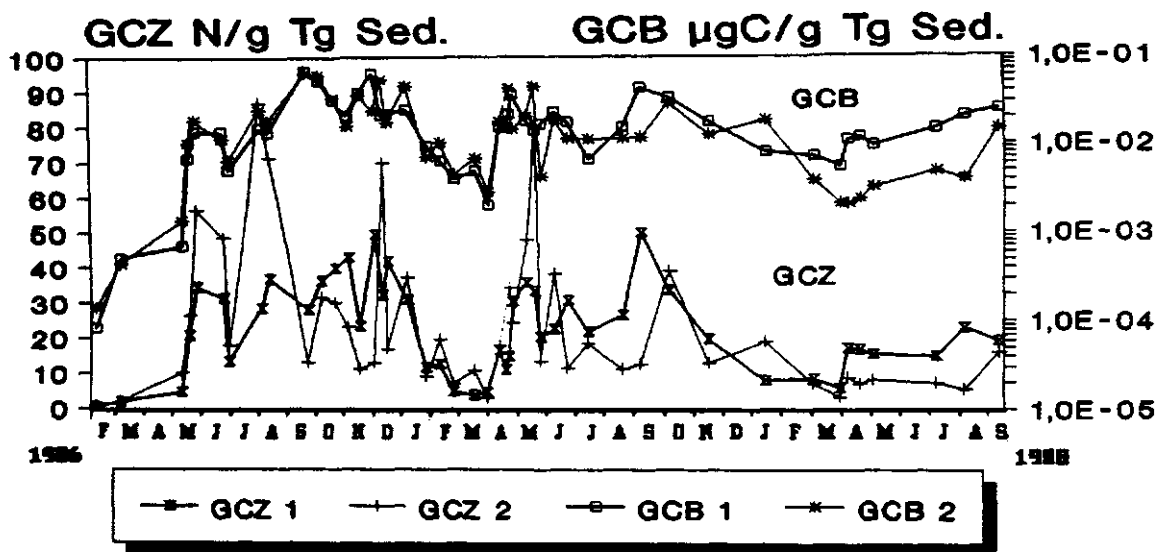
Die Verhältnisse für die Ciliaten an der 12 m Station scheinen dagegen häufigen Veränderungen zu unterliegen. Der Mittelwert der Ciliatenzahl zeigt keinen klaren Jahresgang oder einen länger konstant bestehenden Wert. Das ist bereits an den Schwankungen der Minima und Maxima des Vertrauensbereichs abzulesen, welche sich über einen viel weiteren Bereich als bei Station 1 erstrecken. Zwar gibt es auch bei Station 2 ein Winterminimum sowie einen exponentiellen Anstieg im April, doch brechen die Ciliatengemeinschaften mehrfach mit nahezu monatlicher Regelmäßigkeit zusammen (Ende September 1986, Ende Januar 1987, Ende Februar, Anfang April, Ende Mai und Juni, Mitte November 1987). Die Mittelwerte der Zellzahlen sind dabei auf dem 95 %-Vertrauensbereich signifikant verschieden. An Station 2 bleibt, verglichen mit Station 1, allenfalls ein niedrigeres Plateau hinsichtlich der Zellzahl im Zeitraum von Mai bis Januar bestehen. Es würde für 1986 und 1987 ca. 20 Individuen/g Tg bzw. für 1988 ca. 10 Individuen/g Tg betragen. Bei Station 2 treten, wie auch bei Station 1, im Dezember 1986 sowie im Herbst 1987 peaks in der Ciliatenabundanz auf. Diese sind allerdings bei Station 2 um mehrere Wochen zeitversetzt. Teilweise lassen sich bei Station 2 höhere Mittelwerte in der Ciliatenzahl gegenüber Station 1 feststellen.

Der Durchschnittswert der Biomasse beträgt bei der 12 m Station $0,018 \pm 0,005 \mu\text{gC} / \text{g Tg}$. Er gleicht damit dem entsprechenden Wert bei Station 1. Die Maxima in der Biomasse liegen bei der 12 m Station wie auch bei 10 Metern im Frühjahr und Herbst. Die Minima

sind ebenfalls im April vorhanden.

Grundsätzlich liegen für die Stationen 1 und 2 die Ergebnisse der Abundanz- und Biomassebestimmungen im gleichen Wertebereich. Das geht aus einem direkten Vergleich beider Stationen hervor (Abb. 7). Die Jahresgänge verlaufen analog, wenn auch teilweise um einige Wochen zeitversetzt.

Veränderung der Gesamtciliaten- abundanz und -biomasse vs Zeit

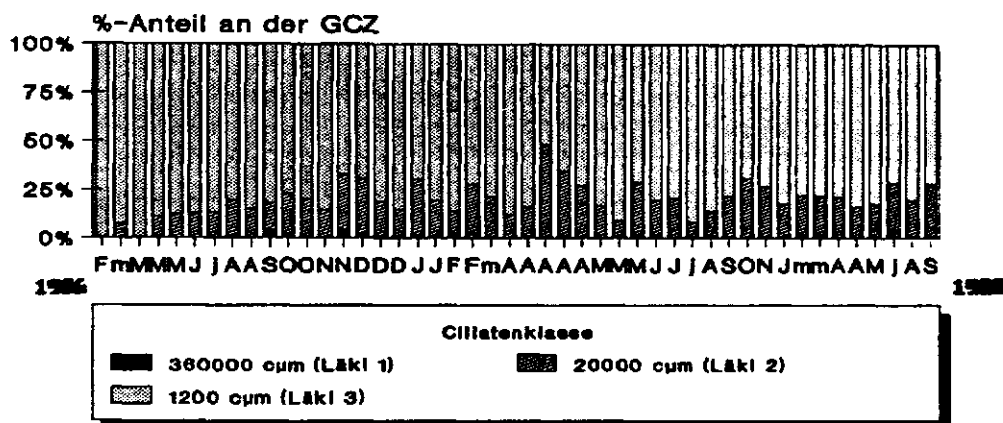


Mittelwerte (n=9)
Stationen 1 (10 m) und 2 (12 m)

Abb. 7) Vergleich der Ergebnisse der Abundanz- (GCZ) und Biomassebestimmungen (GCB) der Ciliaten an Station 1 (10 m) und Station 2 (12 m). Es sind allein die Mittelwerte eingezeichnet. Man beachte den grundsätzlich analogen Kurvenverlauf sowohl der Zellzahl als auch der Biomasse an beiden Stationen.

Betrachtet man nun detaillierter die Veränderung des Anteils der 3 einzelnen Längenklassen an der Gesamtciliatenzahl, so erhält man für Station 1 und 2 die beiden folgenden Abbildungen.

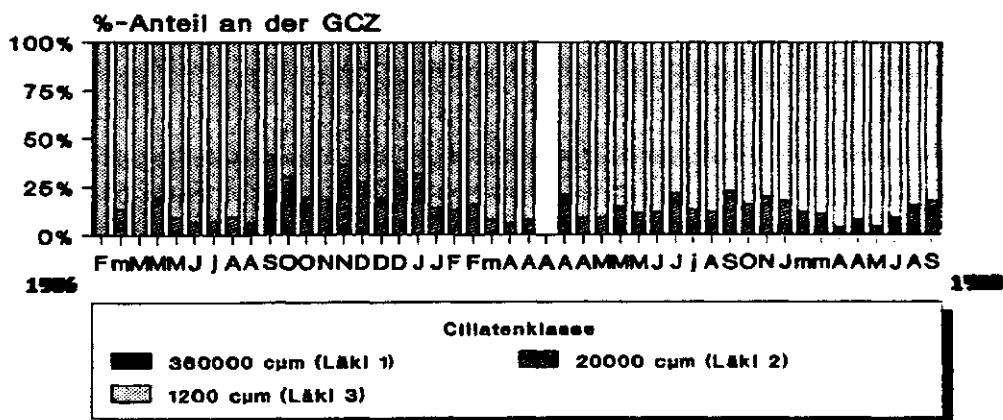
Längenklassen der Sedimentciliaten Anteile an der Gesamtciliatenzahl Veränderung von Feb. 1986 bis Sep. 1988



Mittelwerte (n=9); Station 1, 10 m

Abb. 8) Veränderung des Anteils der einzelnen Längenklassen an der Gesamtciliatenzahl (GCZ) während des Untersuchungszeitraumes (Angabe in Monaten) bei Station 1. Man beachte, daß die kleinen Ciliaten (LÄKL-3) jeweils den größten Anteil stellen (m: März, j: Juli, cµm: Kubikmikrometer).

Längenklassen der Sedimentciliaten Anteile an der Gesamtciliatenzahl Veränderung von Feb. 1986 bis Sep. 1988



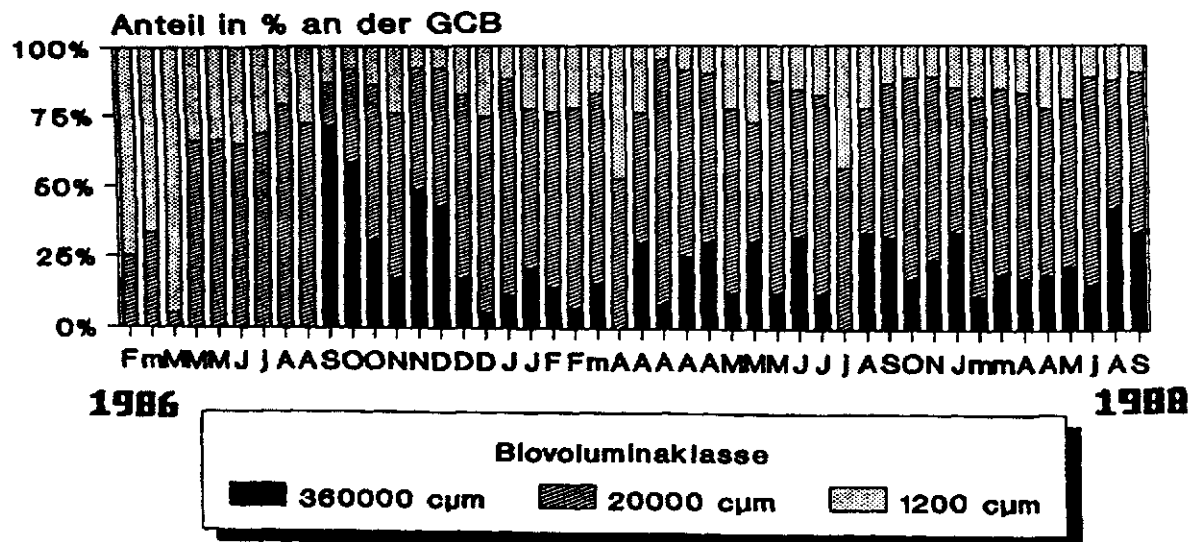
Mittelwerte (n=9); Station 2, 12 m

Abb. 9) Veränderung des Anteils der einzelnen Längenklassen an der Gesamtciliatenzahl (GCZ) während des Untersuchungszeitraumes (Angabe in Monaten) bei Station 2. Auch hier stellen die kleine Ciliaten (LÄKL-3) jeweils den überwiegenden Anteil (m: März, j: Juli, cµm: Kubikmikrometer).

Für beide Stationen ergibt sich während der Jahresgänge eine deutliche zahlenmäßige Dominanz der Kleinformen. Diese liegt im Mittel bei 81 %. "Mittelgroße" Ciliaten stellen gewöhnlich etwa 17 %, "sehr große" nur unter 2 % der Gesamtciliatenzahl. Bei Station 2 treten die großen Ciliaten einzig einmal, am 23.9.86, mit ca. 25 % auf. Mittelgroße und große Ciliaten zusammen sind im April 1987 bei der Station 1 mit fast 50 % vertreten. Sonst kommen diese beiden Längensklassen an den Stationen nur im Herbst/frühen Winter häufiger vor (25 %).

Betrachtet man hingegen die Biomasseanteile dieser Längensklassen, so resultieren nahezu umgekehrte Verhältnisse. Für beide Stationen getrennt werden die Verhältnisse in Abb. 10) und 11) gezeigt:

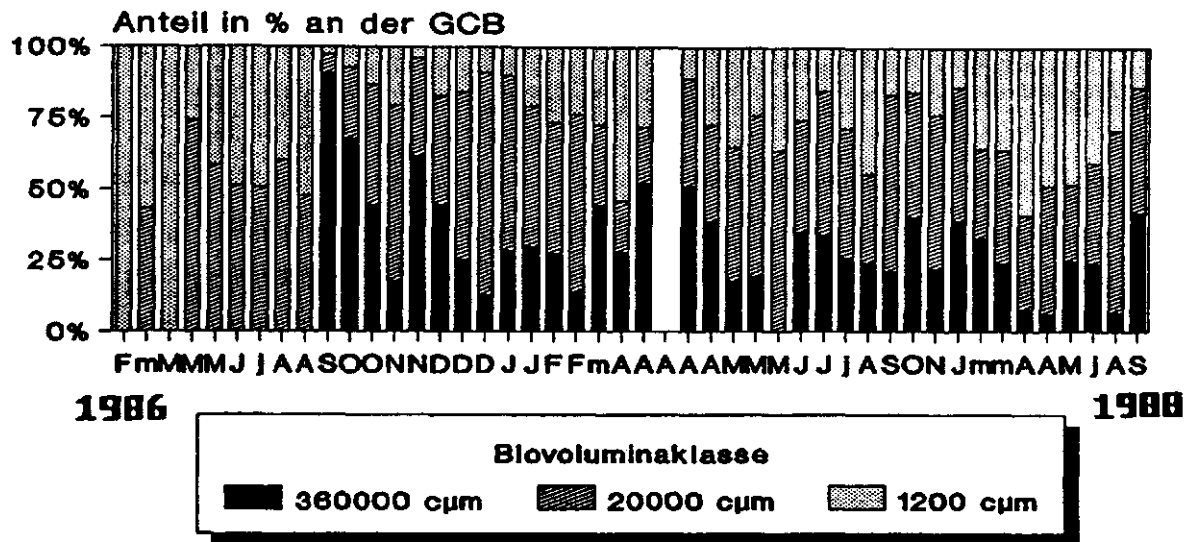
Biovolumina-Klassen der Sedimentciliaten Anteile an der Gesamtciliatenbiomasse Veränderung von Feb. 1986 bis Sep. 1988



Station 1; Mittelwerte (n=9)

Abb. 10) Zeitliche Veränderung (Angabe in Monaten) der Anteile der Biovolumina klassen an der Gesamtciliatenbiomasse (GCB) bei Station 1. Es ist eine deutliche und konstant bestehende Dominanz der mittelgroßen ($20000 \mu\text{m}^3$) Ciliaten abzulesen (m: März, j: Juli, μm^3).

Biovolumina-Klassen der Sedimentciliaten Anteile an der Gesamtciliatenbiomasse Veränderung von Feb. 1986 bis Sep. 1988



Station 2; Mittelwerte (n=9)

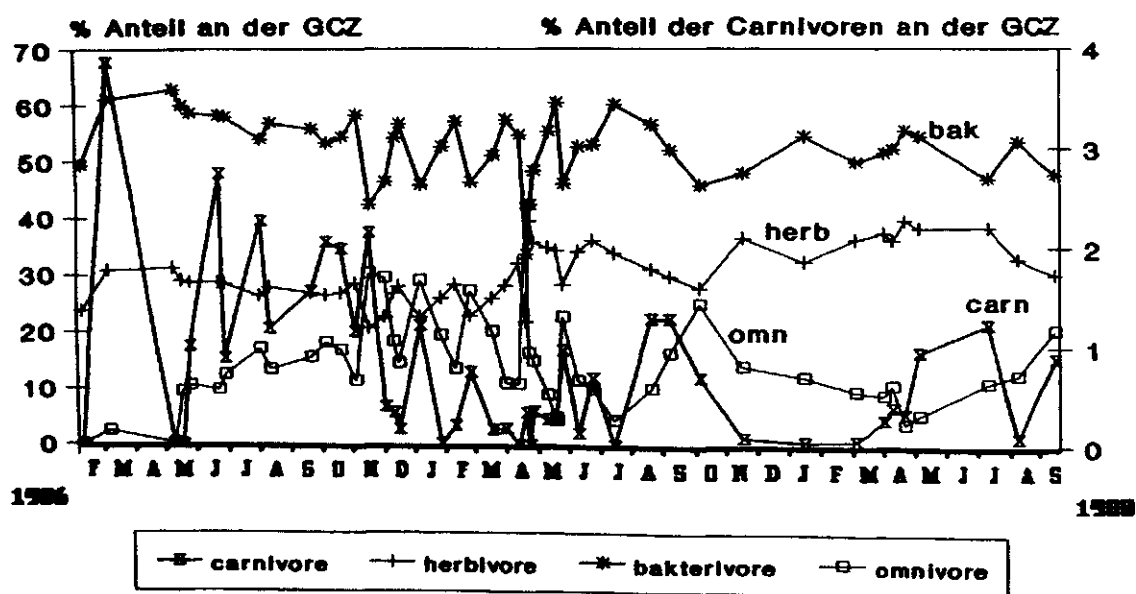
Abb. 11) Zeitliche Veränderung (Angabe in Monaten) der Anteile der Biovolumniaklassen an der Gesamtciliatenbiomasse (GCB) bei Station 2. Es ist auch hier eine deutliche und konstant bestehende Dominanz der mittelgroßen ($20000 \mu\text{m}^3$) Ciliaten abzulesen (m: März, j: Juli, cµm: μm^3).

Bezüglich der Biomasse stellen "mittlere" und "große" Ciliaten mit 51 % bzw. 23 %, also zusammen 74 %, den Hauptteil. Kleinformen machen von einigen Ausnahmen abgesehen (bei Station 1: zu Untersuchungsbeginn, 1.4. und 15.7.87; bei Station 2: zu Untersuchungsbeginn 29.5.-14.8.86, 1.4. und 20.8.87, 6.4.-6.7.1988) nur 26 % der Gesamtciliatenbiomasse aus. Das Fehlen von Großformen zu Beginn der Jahresgänge 1986 war methodisch begründet. Es trat aber auch bei der 10 m Station am 1.4.87 und 15.7.87 auf. Bei der 12 m Station war das nur am 27.5.87 der Fall. Für den April ist dieses Phänomen sehr wahrscheinlich auf die Auswirkungen der niedrigen Temperatur zurückzuführen, während es im Juli und Mai vermutlich durch den Wegfraß dieser Ciliaten durch Metazoen begründet ist.

Als letzten Punkt sei in diesem Zusammenhang - allerdings nur pauschal - auf die Anteile bestimmter Ciliatennahrungsgruppen an der Gesamtzahl eingegangen. Pauschal deshalb, weil die Einordnung nach Nahrungstypen nur grob und nach Literaturangaben erfolgen konnte. Ferner, weil innerhalb vieler Ciliatenarten die Möglichkeit besteht, ihre Nahrungsressource zu variieren, etwa von herbivor zu omnivor, bei z.B. *Remanella* (Fenchel 1969), oder etwa von bakterivor zu carnivor, bei z.B. *Tetrahymena* (s. in Buddenbrock 1956). Daher wurde in dieser Arbeit auch die Charakterisierung nach Überwiegend aufgenommenener Nahrung vorgenommen.

Betrachtet man die zahlenmäßige Veränderung der Anteile der bakterivoren, herbivoren, carnivoren und omnivoren Ciliaten in den Jahresgängen, so ergeben sich für Station 1 und 2 die Werte, die im den Abbildungen 12) und 13) gezeigt werden.

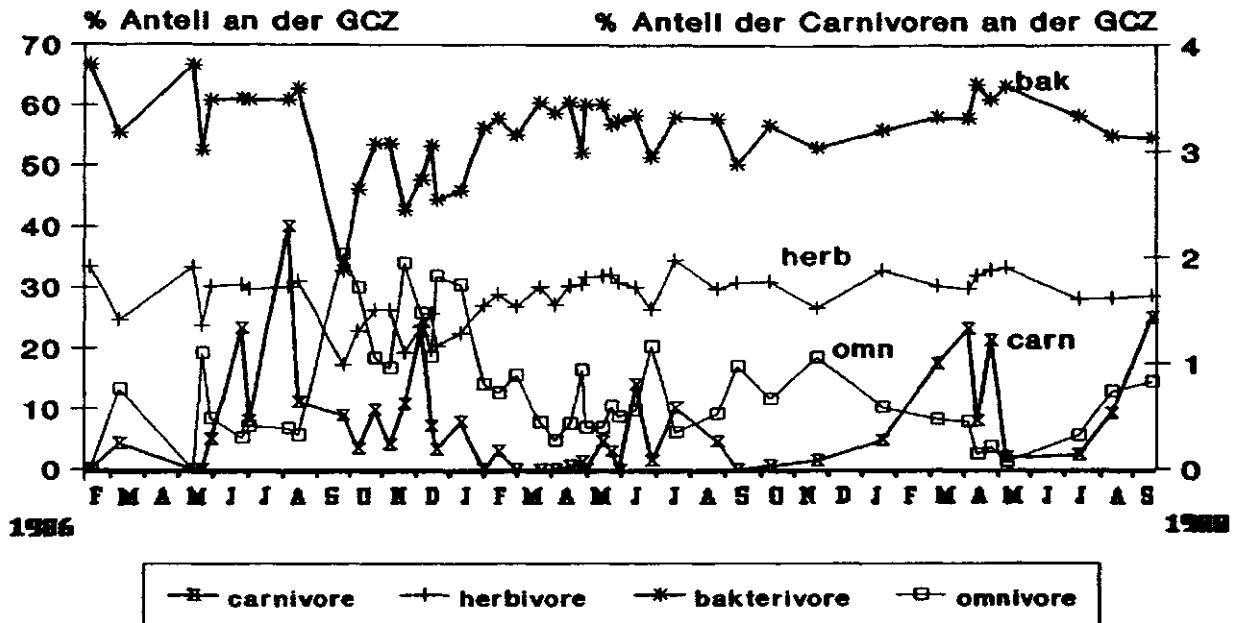
Veränderung der Ciliaten-Nahrungsgruppen vs Zeit



Station 1. Mittelwerte (n=9)

Abb. 12) Prozentuale Veränderung des Anteils der verschiedenen Ernährungsformen der Ciliaten an der Gesamtciliatenzahl (GCZ) bei Station 1. Es ist eine eindeutige Dominanz der bakterivoren Ciliaten abzulesen. Für die prozentualen Angaben carnivor Ciliaten ist die Skala auf der rechten Seite gültig (näheres s. Text).

Veränderung der Ciliaten-Nahrungsgruppen vs Zeit



Station 2, Mittelwerte (n=9)

Abb. 13) Prozentuale Veränderung des Anteils der verschiedenen Ernährungsformen der Ciliaten an der Gesamtciliatenzahl (GCZ) bei Station 2. Es ist auch an dieser Station eine eindeutige Dominanz der bakterivoren Ciliaten abzulesen. Für die prozentualen Angaben carnivor Ciliaten ist die Skala auf der rechten Seite gültig (näheres s. Text).

An beiden Stationen besteht für die überwiegend bakterivoren Ciliaten ein Anteil von über 50 % an der Gesamtciliatenzahl. Da dieser Wert über 2,5 Jahre nahezu unverändert erhalten blieb, scheint die Gruppe der sich bakterivor ernährenden Ciliaten im Sediment nicht nahrungslimitiert zu sein.

Überwiegend herbivore Formen scheinen ebenfalls eine Art Plateau in ihrem prozentualen Anteil (30 %) an der Gesamtzahl permanent halten zu können. Für die konkreten Zellzahlen der einzelnen Gattungen muß das aber nicht immer der Fall sein, wie für die Gattung *Remanella* in Kapitel 4.1 (Abb. 3 und 4) dargestellt wurde.

Die Gruppe der omnivoren Ciliaten (mit durchschnittlich ca. 10 %) und die carnivoren Ciliaten (mit etwa 1 % Anteil an der Gesamtciliatenzahl) zeigen dagegen starke Schwankungen im Jahresverlauf, die sich bei 10 und 12 m fast gleich ausnehmen. Da Angehörige dieser Ciliatengruppen sehr oft "große" Individuen bilden, werden sie möglicherweise besonders durch den Einfluß von Metazoen und mechanischen Einwirkungen auf das Sediment, infolge hydrodynamischer Veränderungen, beeinflusst.

Somit ergibt sich zusammengefaßt, daß bei beiden Stationen kleine Ciliaten zwar zahlenmäßig den Hauptteil der Gesamtciliatenzahl (ca. 80 %) stellen, jedoch in ihrer Biomasse nur zwischen 20 % und 30 % der Gesamtciliatenbiomasse ausmachen. Der Hauptteil der Ciliatenbiomasse wird von den mittelgroßen Ciliaten mit 40 % gestellt. Die bakterivoren Ciliaten machen durchschnittlich mindestens 50 % der Gesamtciliatenzahl aus. Diese Prozentverhältnisse bleiben im Jahresgang nahezu konstant.

4.3 Die berechneten "Generationszeiten" der Ciliaten- gemeinschaften, ihre Produktion und ihr P/B-Verhältnis

Die "Generationszeiten" der Ciliatengemeinschaft

Während des mehrjährigen Untersuchungszeitraumes erfolgte eine enge zeitliche Probennahme. Daher schien es sinnvoll zu sein, auch Aussagen über die mögliche Biomasseproduktion der Ciliatengemeinschaft zu treffen. Diese Aussagen beruhen auf 2 Voraussetzungen:

- 1) es bestand für die Ciliaten zu keinem Zeitpunkt eine Nahrungslimitierung;
- 2) die Ciliatengemeinschaften entwickelten sich zwischen den Probennahmezeitpunkten kontinuierlich in ihrer Größenzusammensetzung.

Für die 3 Biovoluminaklassen - $1200 \mu\text{m}^3$, $20000 \mu\text{m}^3$ und rund $360000 \mu\text{m}^3$ -, in die die Ciliatengemeinschaften eingeteilt wurden, läßt sich bezüglich ihrer Generationszeiten Tabelle 12) erstellen. Darin sind die "Generationszeiten" pro Biovoluminaklasse für in situ Temperaturen zusammengestellt. Obwohl diese Einzeller potentiell unsterblich sind und somit keine echten Generationen mit Jugend-, Geschlechts- und Alterstadien auftreten, wird der Begriff GENERATIONSZEIT hier verwendet. Bezüglich einer Beispielrechnung zu den Werten in Tab. 12) sei auf Kapitel 3.4.1.4 verwiesen.

Tab. 12) Die Generationszeiten von Ciliaten in Abhängigkeit des Zellvolumens und der Temperatur

Temperatur °C	Ciliatenkörpervolumen (cµm)			Generationszeit in h
	360000	20000	1200	
-1	2800	980,0	280,0	
0	1920	672,0	192,0	
1	1296	453,6	129,6	
2	928	324,8	92,8	
3	672	235,2	67,2	
4	420	147,0	42,0	
5	344	120,4	34,4	
6	204	71,4	20,4	
7	176	61,6	17,6	
8	160	56,0	16,0	
9	136	47,6	13,6	
10	116	40,6	11,6	
11	104	36,4	10,4	
12	96	33,6	9,6	
13	88	30,8	8,8	
14	76	26,6	7,6	
15	68	23,8	6,8	
20	40	14,0	4,0	

Die errechneten "Generationszeiten" der Ciliaten (Tab. 12) variieren innerhalb der vorkommenden Temperaturspannweite (-1 bis + 15 °C) für ein Ciliatenbiovolumen von $1200 \mu\text{m}^3$ zwischen 12 Tagen und 7 Stunden, für die im Biovolumen $20000 \mu\text{m}^3$ umfassenden Ciliaten zwischen 41 Tagen und einem Tag. Für die Ciliaten mit einem Biovolumen von rund $360000 \mu\text{m}^3$ liegt der Wert zwischen 117 Tagen und 3 Tagen. Somit könnten sich z.B. "Kleinformen" bei Temperaturen von 15 °C etwa 10-mal schneller vermehren als die "größten" und etwa 3-mal schneller als die "mittleren" Ciliaten. Oder anders ausgedrückt: es würden bei 15 °C in 68 Stunden 1 "großer", 6 "mittlere" und 1023 "kleine" Ciliaten neu gebildet werden können (neu gebildete Ciliaten = $W \times (2^{(68 \text{ (h)}/\text{GZ (h)})} - 1)$; W: Ausgangswert der Ciliatenzahl, h: Stunde, GZ: "Generationszeit" des Ciliaten entsprechend seinem Biovolumen und der Temperatur, s. Tab. 12).

Da bei diesen Berechnungen erstmalig Ergebnisse von Fenchel (1968 b) und Scharf (1979) miteinander verknüpft wurden, sei nochmals darauf verwiesen, daß unter den oben gemachten Voraussetzungen die "Generationszeit" der Ciliaten abhängig ist von:

- a) der Individuengröße - kleine Ciliaten teilen sich bei gleichhoher Temperatur rascher als große - (Fenchel 1968 b) und
- b) der Temperatur - Ciliaten teilen sich bei höherer Temperatur schneller als bei niedrigerer - (vgl. Scharf 1979).

Für die Abschätzung der "Generationszeit" der Ciliatengemeinschaft ist es jedoch notwendig, die Zusammensetzung der gesamten Ciliatenbiomasse in ihrer Größenklassenverteilung zu kennen, denn ein hoher Anteil großer Ciliaten verlängert die "Generationszeit" der gesamten Ciliatengemeinschaft im Vergleich zu anders zusammengesetzten Ciliatengemeinschaften bei sonst gleicher Temperatur. Da der prozentuale Anteil jeder Biovolumenklasse an der Gesamtciliatenbiomasse bekannt ist (s. Kap. 4.2), läßt sich über Formel 11 (s. 3.4.1.4) eine dann mögliche "Generationszeit" der gesamten Ciliatengemeinschaft (Pop.GZ) von Beprobungstag zu Beprobungstag berechnen.

Beispiel: Station 1, Datum: 7.1.1987, Sedimenttemperatur: 4 °C

Anteile jeder Größenklasse an der Gesamtciliatenbiomasse:

Ciliaten von $1200 \mu\text{m}^3 = 12,04 \%$, "Generationszeit" bei 4 °C: 42 h

Ciliaten von $20000 \mu\text{m}^3 = 76,28 \%$, Generationszeit bei 4 °C: 147 h

Ciliaten von $360000 \mu\text{m}^3 = 11,68 \%$, Generationszeit bei 4 °C: 420 h

Nach Formel 13 erhält man die "Generationszeit" der Ciliaten in h:

Pop.GZ (h) = $(420\text{h} \times 11,7 \% + 147\text{h} \times 76,3 \% + 42\text{h} \times 12 \%) / 100 \%$

Eine Umrechnung in Tage ergibt hierfür: $(166,3 \text{ h} / 24 \text{ h}) = 6,9 \text{ d}$.

Die Werte der "Generationszeiten" für die gesamten Ciliatengemeinschaften sind zusammen mit den Anteilen der jeweiligen Größenklassen im Tabellenanhang (G,H) dargestellt. Es lassen sich kurze "Generationszeiten" im Sommer - bedingt durch die hohe Temperatur - und lange "Generationszeiten" im Winter feststellen. Es können jedoch auch bei einer höheren Temperatur verlängerte Generationszeiten vorliegen, falls sich z.B. der Anteil an "Großformen" in der gesamten Ciliatengemeinschaft erhöht (z. B. bei Station 1 am 3.12.86: Ciliaten $360000 \mu\text{m}^3$: 43,16 %-Anteil an der Gesamtciliatenbiomasse/g Tg; am 12.12.86: Ciliaten $360000 \mu\text{m}^3$: 17,54 %-Anteil an der GCB/g Tg).

Eine Mittelwertberechnung der "Generationszeiten" der Gesamtciliatengemeinschaften liefert für Station 1 eine "Generationszeit" von $8,5 \pm 3,5$ Tagen (n=46), für Station 2 von $9,9 \pm 4,4$ Tagen (n=45). Dabei ist zu berücksichtigen, daß hier keinerlei Gewichtung hinsichtlich des jahreszeitlichen Anteils der Daten erfolgte. Die Dauer der durchschnittlichen Vermehrungszeit während des Jahres liegt niedriger als diese Mittelwerte (s.u. P/B-Verhältnis). Das Minimum bezüglich der potentiellen Vermehrungszeit bestand für beide Ciliatengemeinschaften im Sommer bei 16 bzw. 17 Stunden - Station 1 am 15.7.87 und Station 2 am 5.8.86; das Maximum lag im Winter bei rund 50 bzw. 67 Tagen - Station 1 am 27.1.87 und Station 2 am 19.3.87.

Um den Zusammenhang zwischen den "Generationszeiten" der Ciliatengemeinschaften bei Gabelsflach und der zugehörigen in situ Temperatur zu verdeutlichen, sind in Abb. 14) und 15) beide Werte, nach

Stationen getrennt, gegeneinander aufgetragen. Sie zeigen die Verkürzung der "Generationszeiten" (Verdopplungszeit) mit zunehmender Temperatur.

Veränderung der Generationszeit der Sedimentciliaten vs Temperatur

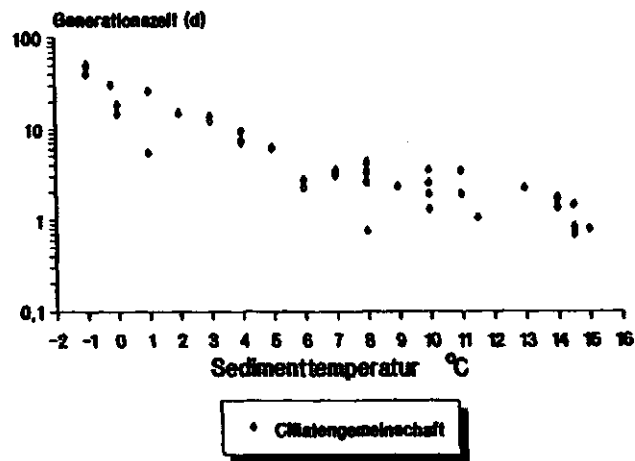


Abb. 14) Veränderung der "Generationszeit" der Ciliatengemeinschaft mit der Sedimenttemperatur. Es resultiert mit steigender Temperatur eine geringere "Generationszeit" (Station 1, d: Tag).

Veränderung der Generationszeit der Sedimentciliaten vs Temperatur

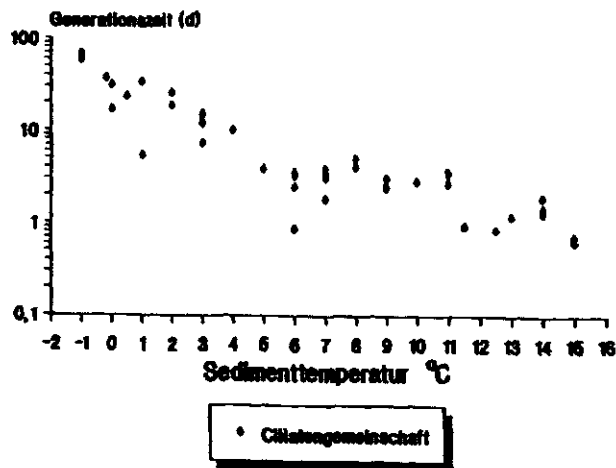


Abb. 15) Veränderung der "Generationszeit" der Ciliatengemeinschaft mit der Sedimenttemperatur. Es resultiert mit steigender Temperatur eine geringere "Generationszeit" (Station 2, d: Tag).

Für beide Stationen ergibt sich ab 5-6 °C ein Plateau in der Verdopplungszeit der gesamten Ciliatengemeinschaft in Höhe von ca. 2-3 Tagen. Dieser Temperaturbereich war am Standort im Sommer und Herbst, also durchschnittlich ca. 240 Tage lang im Jahr gegeben. Die ermittelte minimale Verdopplungszeit von rund einem Tag tritt im Sommer auf. Zu diesem Zeitpunkt kann der Temperatureffekt noch verstärkt werden, wenn "Kleinformen" höhere Anteile als sonst an der Biomasse stellen (15.7.87). Extrem lang andauernde Verdopplungszeiten, von 1-2 Monaten, zeigten die Ciliaten bei den niedrigsten Temperaturen von -1 bis 0 °C. Daraus können die geringen Abundanzzahlen gerade in Monaten mit derartigen Temperaturen resultieren (s. 4.2). Aufgetretene Verluste würden zu diesen Zeitpunkten nicht mehr so rasch wie sonst ersetzt werden können.

Zum Ciliatenzuwachs

Unter Berücksichtigung der "Generationszeit" der Ciliatengemeinschaft läßt sich über die Formel 12 (Schönborn 1981) der höchstmögliche Zuwachs an Ciliatenbiomasse zwischen den jeweiligen Probennahmen berechnen. Dabei entspricht die Zeit t' in Formel 12 der oben berechneten "Generationszeit" der gesamten Ciliatengemeinschaft (Pop.Gz).

Beispielrechnung: Station 1

Probennahmetage und Gesamtciliatenbiomasse :

$$\begin{aligned} 12.2.86 &: 8,18 \times 10^{-5} \text{ } \mu\text{gCC /g Tg Sediment} \\ 10.3.86 &: 5,10 \times 10^{-4} \text{ } \mu\text{gCC /g Tg Sediment} \end{aligned}$$

Hieraus berechnet sich, für Formel 12, zunächst die Biomasse A:

$$\begin{aligned} A &= (8,18 \times 10^{-5} \text{ } \mu\text{g} + 5,10 \times 10^{-4} \text{ } \mu\text{g})/2 \\ A &= 2,96 \times 10^{-4} \text{ } \mu\text{gCC /g Tg} \end{aligned}$$

Somit resultiert der Biomassezuwachs P_t (Formel 12):

$$\begin{aligned} t &= 2,96 \times 10^{-4} \text{ } \mu\text{gCC /g Tg} \times ((2^{(26 \text{ (d)}/14,68 \text{ (d)})}) - 1) \\ P_t &= 7,14 \times 10^{-4} \text{ } \mu\text{gCC /g Tg} \end{aligned}$$

Die Einzelergebnisse für die Stationen 1 und 2 sind im Tabellenanhang (I) dargestellt.

Auf die Interpretation jedes einzelnen Ergebnisses der Berechnung des Ciliatenzuwachses (P_t) soll an dieser Stelle verzichtet werden. Auf die Produktionswerte wird weiter unten genauer eingegangen (Tab. 13, 14). Auffällig ist jedoch bereits hier, daß überall in den Fällen, in denen der Abstand zwischen zwei Probennahmen 20 Tage überschritt, die Produktionswerte/d extrem hoch lagen. Das ist im letztlich extrem steilen Verlauf des exponentiellen Anstiegs während der Vermehrung begründet. Dieser Fall traf jedoch nur auf Probenstage zu, an denen hohe Temperaturen auftraten, also im Sommer und im Herbst. Aus dem Tabellenanhang I) ist insgesamt abzulesen, daß der höchste potentielle Zuwachs (P_t) im Sommer erfolgt, wo auch die kürzesten "Generationszeiten" der Populationen (Pop.GZ) vorliegen.

Zur Produktion der Ciliaten

Da es sich bei den Zuwachs-Werten (P_t) nicht um eine "echte" Produktion im produktionsbiologischen Sinne (Winberg 1971) handelt, wird hier die Produktion nach der Formel von Boysen-Jensen (vgl. Gray 1984) berechnet. Die Boysen-Jensen Formel bestimmt die Produktion aus der Differenz der Biomassen plus der Elimination.

$$P = (B.1 - B.0) + E \quad (\text{Boysen-Jensen Formel}) \approx P = D + E \quad (F 13)$$

P: Produktion, E: Elimination ($E = B.2 - B.1$)

B.0: Biomasse des Anfangbestandes, B.1: Biomasse des Endbestandes

B.2: höchstmöglicher Zuwachs der Ciliaten unter in situ Temperatur
(entspricht hier P_t , s.o.)

D: Differenz der Biomassen ($B.1 - B.0$).

Diese Formel wurde ursprünglich für einjährige Organismen, die sich 1-mal pro Jahr fortpflanzen, erstellt. Das trifft für Ciliaten keineswegs zu. Deshalb sind die Produktionsdaten hier zwischen jeder einzelnen Probennahme berechnet worden. Die Elimination für Ciliaten weist hohe Werte auf. Als Gründe dafür

seien nur kurz Sedimentumlagerungen und Verdriftungen, Wegfraß durch Metazoen und Wegfraß der Protozoen untereinander angesprochen (s. 5.1). Das Schema der Berechnung wird mit der später folgenden Abb. 16) erläutert.

Die zur Berechnung des Produktion/Biomasse-Verhältnisses (P/B-Wert) benötigten Produktionswerte pro Tag errechneten sich aus den einzelnen Produktionswerten (Produkt.) dividiert durch die Tagedifferenz (Tagediff.) zwischen den Probennahmen. Außerdem mußte die Zahl der pro Zeitintervall theoretisch möglichen Generationen (Verdoppl.) bestimmt werden. Dazu wurde davon ausgegangen, daß zwischen 2 aufeinanderfolgenden Probennahmen die eine Hälfte des Zeitintervalls für die Ciliatengemeinschaft die Generationszeit (Pop.GZ) des Ausgangswertes gilt, die andere Hälfte über die des Endwertes. Die Anzahl der wahrscheinlich unter in situ Temperaturen möglichen Generationen bzw. Verdopplungen wurde wie folgt berechnet:

Beispiel: Stat.1; Ausgangsdatum: 12.2.86 mit einer Pop.Gz von 5,4d
Enddatum : 10.3.86 mit einer Pop.Gz von 14,68d

Es resultiert eine Tagedifferenz von 26 (Zeitintervall); diese durch 2 dividiert ergibt 13 Tage. Damit wurden die im Zeitintervall möglichen Generationen (= Verdopplungen, V) errechnet aus:

$$((13 \text{ d} / 5,4 \text{ d}) + (13 \text{ d} / 14,7 \text{ d})) = 2,4 + 0,9 = 3,3 = V$$

Damit wären 3,3 Generationen bzw. Verdopplungen (Verd.) in diesem Zeitintervall möglich gewesen.

Die Zahl der im Zeitintervall möglichen Generationen (V) wurde auf den Wert pro Tag umgerechnet (V') und für die weitere Berechnung als Auswahlkriterium der später folgenden Berechnung der Jahresproduktion verwendet. Der Grundgedanke war, die pro Tag maximal mögliche Bildung an Biomasse zu errechnen. Überschritt der auf der Grundlage der Biomassewerte mit Hilfe der Boysen-Jensen Formel ermittelte Produktionswert (Produkt. pro Tag) den

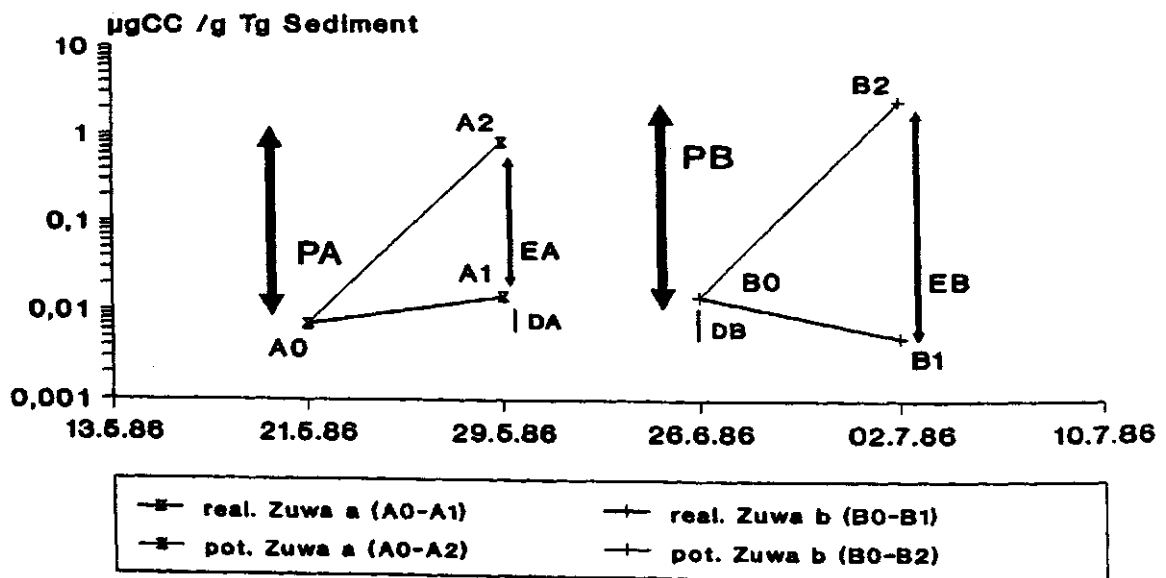
höchstmöglich errechenbaren Produktionswert (P_{\max}), wurde der Produktionswert (Produkt. pro Tag) verworfen. Die theoretisch maximale Tagesproduktion wurde nach folgender Formel bestimmt:

$$P_{\max} = B \times (2^{V'}) \quad (F 14)$$

B: Biomasse des Ausgangswertes, V' : Verdopplungszahl pro Tag
 P_{\max} : maximal - unter in situ Bedingungen - theoretisch mögliche Produktion.

In Abb. 16) wird der Zusammenhang für die Produktionsberechnung nach der Boysen-Jensen Formel graphisch verdeutlicht.

Berechnungsschema für die Produktion der Ciliatengemeinschaft auf Biomassebasis



Beispielwerte von Station 1

Abb. 16) Schematische Darstellung der Produktionsberechnung bei Ciliaten. Situation A links und B rechts (real. Zuwa a (A0-A1): gemessener Zuwachs von A0 nach A1 im Fall A; pot. Zuwa a (A0-A2): potentiell möglicher Zuwachs von A0 nach A2 im Fall A; für den Fall B gilt analoges (weitere Erklärungen s. Text).

In Abb. 16) werden 2 verschiedene Ausgangssituationen - A und B - dargestellt. Bei A (linker Abbildungsteil) ist der Biomassewert (A_1) am 2. Probenahmetag größer als der Ausgangswert (A_0). Es fand also ein meßbarer, positiver Nettozuwachs der Biomasse statt ($A_1 - A_0 > 0$, d.h. $DA > 0$).

Im Fall B (rechter Abbildungsteil) ist dagegen der Biomassewert B_1 kleiner als der Ausgangswert B_0 . Damit ergibt sich ein negativer "Nettozuwachs" ($B_1 - B_0 < 0$, d.h. $DB < 0$). Da jedoch aufgrund der Ausgangsvoraussetzung - keine Nahrungslimitierung - in jedem Fall eine Produktion stattfand, muß im Fall B die Elimination die Produktion überschritten haben, woher dann die Abnahme der Biomasse von B_0 zu B_1 resultiert.

Die Produktion (PA) berechnete sich im Fall A aus $DA + EA$. Die Elimination (EA) wird, wie oben bereits erwähnt, aus der Differenz ($A_2 - A_1$) erhalten. Wird der Biomassewert A_1 größer als der höchstmögliche Zuwachswert A_2 , was auf eine Zuwanderung von Ciliaten von außen hindeutet, so wird die resultierende Elimination negativ. Überschreitet die Elimination dann den Differenzwert DA , so würde sich formal eine negative "Produktion" ergeben. Solche Ergebnisse traten bei Station 1 und 2 auf (s. u. Tab. 13 und 14, 20.1.87-28.4.87). Sie sind vollständigshalber mit angegeben, gingen aber in weitere Berechnungen, etwa für die durchschnittliche Produktion der Jahreszeiten, nicht mit ein.

Je eine Beispielrechnung mit vom Standort ermittelten Werten sind für den Fall A und B im folgenden ausgeführt. Es ist zu beachten, daß sich die berechneten Produktionen - PA bzw. PB - auf den gesamten Zeitraum zwischen A1 und A0 bzw. B1 und B0 beziehen und nicht auf Angaben pro Tag.

Beispielrechnung: Fall A (Stat. 1):

$$\begin{aligned} A0, B0, A1, B1, P_t & \text{ s. Anhang (I)} \\ A0 &= 0,007 \text{ } \mu\text{gCC /g Tg (21.5.86)} \\ A1 &= 0,014 \text{ } \mu\text{gCC /g Tg (29.5.86)} \\ P_{tA} = A2 &= 0,789 \text{ } \mu\text{gCC /g Tg (29.5.86)} \\ DA &= A1 - A0 = 0,007 \text{ } \mu\text{gCC /g Tg} \\ EA &= A2 - A1 = 0,775 \text{ } \mu\text{gCC /g Tg} \\ PA &= DA + EA = 0,782 \text{ } \mu\text{gCC /g Tg} \end{aligned}$$

Fall B (Stat. 1):

$$\begin{aligned} B0 &= 0,014 \text{ } \mu\text{gCC /g Tg (26.6.86)} \\ B1 &= 0,005 \text{ } \mu\text{gCC /g Tg (02.7.86)} \\ P_{tB} = B2 &= 2,164 \text{ } \mu\text{gCC /g Tg (02.7.86)} \\ DB &= B1 - B0 = -0,009 \text{ } \mu\text{gCC /g Tg} \\ EB &= B2 - B1 = 2,159 \text{ } \mu\text{gCC /g Tg} \\ PB &= DB + EB = 2,150 \text{ } \mu\text{gCC /g Tg} \end{aligned}$$

Die Ergebnisse dieser nach der Boysen-Jensen Formel ausgeführten Produktionsberechnungen sind für Station 1 und 2 in den Tabellen 13) und 14) zusammengefaßt.

Dabei sind dort im einzelnen aufgeführt:

- die Probennahme (Datum)
- die Differenz an Tagen zwischen den Probennahmen (Tagediff.)
- die Sedimenttemperatur (Sedtemp.)
- die Gesamtciliatenbiomasse (Biom.)
- die "Generationszeit" der Ciliatengemeinschaften (Pop.GZ)
- die im Zeitintervall mögliche Zahl an Generationen (Verd.)
- der höchstmögliche Biomassezuwachs (P_t)
- die Biomassedifferenz der Probenstage (Biomdiff.)
- die Elimination (Elimin.)
- die Produktion (Produkt.)
- die Produktion/Tag (Produkt. pro Tag)

Tab. 13) Ergebnisse der Produktionsberechnung (Produkt.) für Ciliaten bei Station 1, 10 m. Es sind besonders im Sommer hohe Werte festzustellen.

Datum	Tagediff. d Station 1	Sedtemp. °C Station 1	Biom. µgC Station 1	Pop.GZ d Station 1	Verd. N Station 1	P_t µgC Station 1	Biomdiff. µgC Station 1	Elimin. µgC Station 1	Produkt. µgC Station 1	Produkt./d µgC Station 1
12-Feb-86		1,0	8,18E-05	5,40						
10-Mar-86	26	0,0	5,10E-04	14,68	3,3	7,14E-04	4,28E-04	2,04E-04	6,32E-04	0,000022
13-May-86	64	8,0	7,02E-04	0,75	44,8	2,88E-22	1,92E-04	2,88E-22	2,88E-22	4,49E-20
21-May-86	8	6,0	7,04E-03	2,25	7,1	4,14E-02	6,34E-03	3,44E-02	4,09E-02	0,00511
29-May-86	8	10,0	1,43E-02	1,28	4,9	7,89E-01	7,25E-03	7,75E-01	7,82E-01	0,09775
26-Jun-86	28	11,5	1,42E-02	1,05	24,2	1,54E+06	-9,29E-05	1,54E+06	1,54E+06	5,52E+04
02-Jul-86	6	14,5	5,18E-03	0,77	6,8	2,16E+00	-9,02E-03	2,16E+00	2,15E+00	0,35830
05-Aug-86	34	14,5	1,56E-02	0,84	42,3	1,44E+10	1,04E-02	1,44E+10	1,44E+10	4,23E+08
14-Aug-86	9	15,0	1,36E-02	0,79	11,0	3,80E+01	-2,01E-03	3,80E+01	3,80E+01	4,22313
23-Sep-86	40	11,0	6,97E-02	3,39	31,1	1,49E+02	5,61E-02	1,49E+02	1,49E+02	3,72338
07-Oct-86	14	10,0	5,34E-02	3,44	4,1	9,72E-01	-1,43E-02	9,18E-01	9,02E-01	0,05443
22-Oct-86	15	10,0	3,18E-02	2,50	5,2	2,69E+00	-2,16E-02	2,66E+00	2,64E+00	0,17600
05-Nov-86	13	8,0	2,13E-02	2,70	5,0	7,24E-01	-1,05E-02	7,03E-01	6,92E-01	0,05325
18-Nov-86	13	8,0	3,91E-02	4,33	3,9	2,11E-01	1,78E-02	1,72E-01	1,90E-01	0,01463
03-Dec-86	15	8,0	6,46E-02	4,07	3,6	6,15E-01	2,55E-02	5,51E-01	5,76E-01	0,03841
12-Dec-86	9	7,0	2,15E-02	3,08	2,6	2,84E-01	-4,31E-02	2,62E-01	2,19E-01	0,02432
17-Dec-86	5	6,0	2,23E-02	2,74	1,7	5,55E-02	7,38E-04	3,32E-02	3,40E-02	0,00699
07-Jan-87	21	4,0	2,48E-02	6,93	5,3	1,69E-01	2,54E-03	1,44E-01	1,47E-01	0,00698
27-Jan-87	20	-1,0	9,70E-03	50,43	1,6	5,46E-03	-1,51E-02	-4,24E-03	-1,94E-02	-0,00097
10-Feb-87	14	-0,2	6,50E-03	30,78	0,4	3,00E-03	-3,20E-03	-3,50E-03	-4,70E-03	-0,00048
25-Feb-87	15	-1,0	4,03E-03	39,84	0,4	1,57E-03	-2,47E-03	-2,46E-03	-4,93E-03	-0,00033
19-Mar-87	22	-1,0	4,97E-03	47,90	0,5	1,69E-03	9,40E-04	-3,28E-03	-2,34E-03	-0,00011
01-Apr-87	13	0,0	2,04E-03	18,54	0,5	2,19E-03	-2,93E-03	1,52E-04	-2,77E-03	-0,00021
14-Apr-87	13	1,0	1,54E-02	26,34	0,6	3,60E-03	1,30E-02	-1,20E-02	1,53E-03	0,00012
21-Apr-87	7	2,0	1,54E-02	15,12	0,4	5,86E-03	-2,07E-04	-9,52E-03	-9,73E-03	-0,00139
24-Apr-87	3	3,0	2,18E-02	13,80	0,2	3,03E-03	6,47E-03	-1,88E-02	-1,24E-02	-0,00412
28-Apr-87	4	5,0	3,69E-02	6,21	0,5	1,65E-02	1,51E-02	-2,04E-02	-5,30E-03	-0,00133
12-May-87	14	8,0	1,84E-02	2,50	3,9	1,32E+00	-1,84E-02	1,30E+00	1,28E+00	0,09164
20-May-87	8	7,0	1,43E-02	3,53	2,7	6,27E-02	-4,22E-03	4,44E-02	4,42E-02	0,00552
27-May-87	7	9,0	1,70E-02	2,27	2,5	1,18E-01	2,71E-03	1,01E-01	1,03E-01	0,01473
10-Jun-87	14	8,0	2,34E-02	3,47	3,1	3,12E-01	6,39E-03	2,89E-01	2,95E-01	0,02110
24-Jun-87	13	10,0	1,79E-02	1,88	5,7	3,60E+06	-5,49E-03	3,58E+06	3,58E+06	0,25567
15-Jul-87	21	14,5	6,69E-03	0,68	21,0	2,21E+07	-1,12E-02	2,21E+07	2,21E+07	1,05E+06
20-Aug-87	34	14,5	1,57E-02	1,45	38,7	3,26E+05	8,99E-03	3,26E+05	3,26E+05	9,04E+03
07-Sep-87	18	14,0	4,37E-02	1,66	11,6	5,47E-01	2,80E-02	5,46E-01	5,47E-01	3,03718
04-Oct-87	29	11,0	3,40E-02	1,89	18,4	1,62E+03	-9,44E-03	1,62E+03	1,62E+03	55,88170
16-Nov-87	41	8,0	1,80E-02	3,20	17,3	1,86E+02	-1,60E-02	1,86E+02	1,86E+02	4,34554
13-Jan-88	58	4,0	8,07E-03	9,32	12,2	9,62E-01	-9,92E-03	9,34E-01	9,44E-01	0,01628
02-Mar-88	49	2,0	7,29E-03	14,63	4,3	7,06E-02	-7,74E-04	6,33E-02	6,25E-02	0,00128
29-Mar-88	27	3,0	5,60E-03	12,26	2,0	2,32E-02	-1,69E-03	1,76E-02	1,59E-02	0,00089
06-Apr-88	8	4,0	1,12E-02	7,15	0,9	9,31E-03	5,64E-03	-1,33E-03	3,71E-03	0,00046
18-Apr-88	12	5,0	1,22E-02	5,99	1,8	3,53E-02	9,24E-04	2,31E-02	2,40E-02	0,00200
02-May-88	14	7,0	9,65E-03	3,28	3,3	1,98E-01	-2,52E-03	1,89E-01	1,86E-01	0,01330
06-Jul-88	65	14,0	1,48E-02	1,35	34,0	4,24E+12	5,11E-03	4,24E+12	4,24E+12	6,52E+10
04-Aug-88	29	13,0	2,08E-02	2,20	17,4	1,68E+02	6,09E-03	1,68E+02	1,68E+02	5,78E+03
09-Sep-88	36	14,0	2,47E-02	1,74	18,5	3,71E+04	3,87E-03	3,71E+04	3,71E+04	1,03E+03

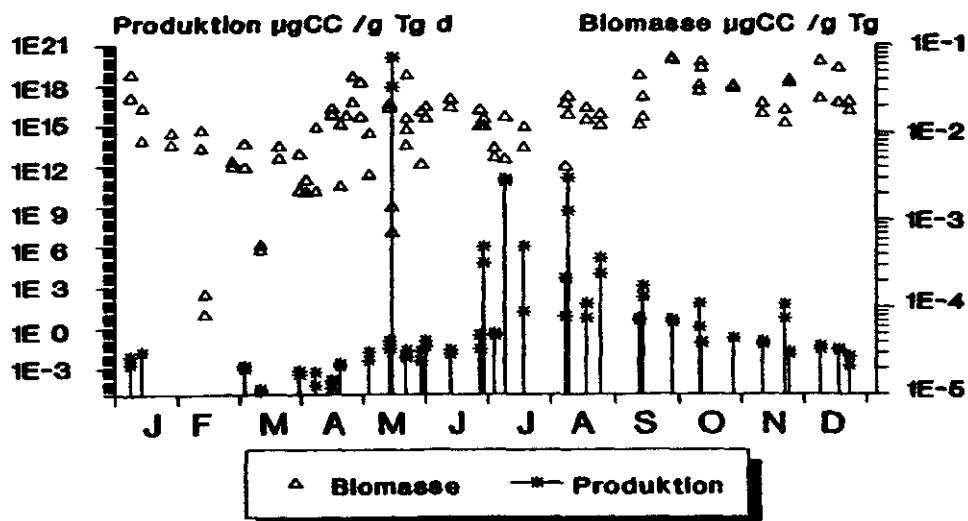
Tab. 14) Ergebnisse der Produktionsberechnung (Produkt.) für Ciliaten bei Station 2, 12 m. Es sind besonders im Sommer hohe Werte festzustellen.

Datum	Temperat. d Station 2	Seichtemp. °C Station 2	Wass. µgC Station 2	Pop.GZ d Station 2	Verd. N Station 2	Pt µgC Station 2	Minerale µgC Station 2	Elimin. µgC Station 2	Produkt. µgC Station 2	Produkt./d µgC Station 2
12-Feb-86		1,0	1,39E-04	5,40						0,00002
10-Mar-86	26	0,0	4,40E-04	16,64	3,2	5,64E-04	3,01E-04	1,26E-04	4,27E-04	6,57E-17
13-May-86	64	6,0	1,38E-03	0,85	39,6	4,21E-19	9,35E-04	4,21E-19	4,21E-19	0,00846
21-May-86	8	6,0	1,06E-02	2,43	6,4	5,30E-02	9,25E-03	4,24E-02	5,17E-02	0,03487
29-May-86	8	7,0	1,92E-02	1,81	3,9	3,06E-01	8,40E-03	2,84E-01	2,95E-01	9,53E-05
26-Jun-86	28	11,3	1,17E-02	0,91	23,1	2,67E-07	-7,48E-03	2,67E-07	2,67E-07	0,22503
02-Jul-86	6	12,5	6,59E-03	0,83	6,9	1,34E-00	-5,16E-03	1,34E-00	1,35E-00	1,22E-11
05-Aug-86	34	15,0	2,49E-02	0,71	44,4	4,16E-12	1,83E-02	4,16E-12	4,16E-12	54,91901
14-Aug-86	9	15,0	1,84E-02	0,42	13,6	4,94E-02	-4,32E-03	4,94E-02	4,94E-02	9,32E-01
23-Sep-86	40	11,0	6,51E-02	3,60	37,7	9,32E-01	4,66E-02	9,32E-01	9,32E-01	0,07294
07-Oct-86	14	11,0	6,27E-02	3,36	4,0	1,09E+00	-2,36E-03	1,02E+00	1,02E+00	0,16127
22-Oct-86	15	11,0	3,41E-02	2,63	5,1	2,48E+00	-2,85E-02	2,45E+00	2,42E+00	0,08656
05-Nov-86	13	9,0	1,63E-02	2,34	5,3	1,16E+00	-1,79E-02	1,14E+00	1,13E+00	0,00922
18-Nov-86	13	8,0	3,62E-02	4,95	4,1	1,34E-01	2,00E-02	9,99E-02	1,20E-01	0,02260
03-Dec-86	15	8,0	2,41E-02	4,00	3,4	3,75E-01	-1,22E-02	3,51E-01	3,39E-01	0,01897
12-Dec-86	9	7,0	5,42E-02	3,49	2,4	1,98E-01	3,02E-02	1,41E-01	1,71E-01	0,00132
17-Dec-86	5	6,0	1,76E-02	3,50	1,4	6,08E-02	-3,64E-02	4,32E-02	6,58E-03	0,00181
07-Jan-87	21	3,0	4,56E-02	14,32	3,7	5,57E-02	2,80E-02	1,01E-02	3,81E-02	-0,00192
27-Jan-87	20	-1,0	7,15E-03	57,64	0,9	7,16E-03	-3,84E-02	1,65E-03	-3,84E-02	-0,00032
10-Feb-87	14	-0,2	1,05E-02	37,15	0,3	2,63E-03	3,35E-03	-7,84E-03	-4,51E-03	-0,00030
23-Feb-87	15	0,0	4,52E-03	30,64	0,4	3,03E-03	-5,97E-03	-1,49E-03	-7,46E-03	-0,00014
19-Mar-87	22	-1,0	6,85E-03	66,76	0,5	1,44E-03	2,33E-03	-5,39E-03	-3,04E-03	-0,00035
01-Apr-87	13	0,5	2,84E-03	23,03	0,4	2,32E-03	-4,01E-03	-5,24E-04	-4,53E-03	0,00003
14-Apr-87	13	1,0	1,82E-02	33,58	0,5	3,24E-03	1,54E-02	-1,50E-02	3,97E-04	0,00003
21-Apr-87	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
24-Apr-87	10	2,0	4,33E-02	25,43	0,3	9,64E-03	-2,51E-02	-3,37E-02	-5,88E-02	-0,00888
28-Apr-87	4	3,0	1,48E-02	15,00	0,2	5,90E-03	-2,84E-02	-8,89E-03	-3,74E-02	-0,00936
12-May-87	14	6,0	2,06E-02	3,22	2,6	3,43E-01	5,85E-03	3,28E-01	3,28E-01	0,02346
20-May-87	8	7,0	4,48E-02	3,06	2,5	1,68E-01	2,42E-02	1,23E-01	1,47E-01	0,01837
27-May-87	7	5,0	4,27E-03	3,72	2,1	6,59E-02	-4,06E-02	6,17E-02	2,11E-02	0,00382
10-Jun-87	14	7,0	1,90E-02	3,79	3,7	1,39E-01	1,47E-02	1,20E-01	1,35E-01	0,00982
24-Jun-87	14	9,0	1,17E-02	3,03	4,2	3,62E-01	-7,32E-03	3,50E-01	5,43E-01	0,02450
15-Jul-87	21	14,0	1,14E-02	1,43	10,8	3,12E-02	-3,01E-04	3,12E-02	3,12E-02	14,87380
20-Aug-87	36	14,0	1,17E-02	1,26	26,9	4,55E-04	3,01E-04	4,55E-04	4,55E-04	1,26E-05
07-Sep-87	18	14,0	1,18E-02	1,41	15,5	8,04E-01	1,41E-04	8,04E-01	8,04E-01	4,46714
06-Oct-87	29	10,0	2,89E-02	2,78	15,5	2,81E-01	1,71E-02	2,81E-01	2,81E-01	0,98935
16-Nov-87	41	9,0	1,24E-02	2,47	15,7	2,02E-03	-1,44E-02	2,02E-03	2,02E-03	49,17879
13-Jan-88	58	4,0	1,87E-02	10,00	14,6	8,55E-01	4,15E-01	8,55E-01	8,55E-01	0,01453
02-Mar-88	49	2,0	3,89E-03	18,46	3,8	5,99E-02	-1,48E-02	5,60E-02	4,12E-02	0,00084
29-Mar-88	27	3,0	2,12E-03	11,64	1,9	1,20E-02	-1,77E-03	9,88E-03	8,12E-03	0,00030
06-Apr-88	8	3,0	2,09E-03	7,11	0,9	2,49E-03	-3,01E-03	3,97E-04	3,47E-04	0,00008
18-Apr-88	12	3,0	2,40E-03	3,81	2,4	1,77E-02	3,06E-04	1,53E-02	1,56E-02	0,00130
02-May-88	14	6,0	3,25E-03	3,34	3,9	4,90E-02	8,64E-04	4,58E-02	4,64E-02	0,00333
06-Jul-88	45	14,0	4,88E-03	1,28	35,0	6,99E-12	1,60E-03	6,99E-12	6,99E-12	1,08E-11
04-Aug-88	29	13,0	4,00E-03	1,17	23,6	1,20E-05	-8,72E-04	1,20E-05	1,20E-05	4,15E-03
09-Sep-88	36	14,0	1,45E-02	1,87	25,0	5,85E-03	1,08E-02	5,85E-03	5,85E-03	162,56216

Die in Tab. 13) und 14) gezeigten hohen errechneten Produktionswerte/d sind zum einen durch die kurze Verdopplungszeit/Tag von ca. einem Tag (in Tab 13 und 14 nicht gezeigt), zum anderen durch die Länge des bei hohen Temperaturen untersuchten Zeitintervalls begründet. Bei niedrigen Temperaturen liegt die Zahl der täglichen Verdopplungen bei ca. 0,5/d. Sie kann bei Minusgraden auf ca. 0,02/d fallen.

Zum besseren Verständnis dieser Ergebnisse ist der Zusammenhang zwischen Biomasse und Produktion der Ciliaten graphisch dargestellt (Abb. 17). Dazu wurden alle Werte der Ciliatengemeinschaften von Station 1 und 2, die während des gesamten Untersuchungszeitraumes erhalten werden konnten, auf einen Jahresgang projiziert. Die Biomasse zeigt dabei ein Maximum im Mai, eines im September/Oktober und eines im Dezember/Januar. Im Februar/März und im Sommer ist das Minimum festzustellen, das um ca. eine Größenordnung niedriger liegt. Die Produktion zeigt dagegen ein deutliches Maximum von Juli bis August, wenn man von den beiden extrem hohen Werten im Mai absieht. Von einer einfachen Addition der Produktionswerte pro Tag, um dadurch die Jahresproduktion zu erhalten, wurde aufgrund der errechneten Extremwerte Abstand genommen. Außerdem müßten zu einer exakten Produktionsbestimmung bei diesen Organismen, die sich potentiell innerhalb von Stunden zu vermehren vermögen, über ein Jahr anhaltende, beinahe täglich vorgenommene Messungen vorliegen.

Zusammenhang zwischen Ciliatenbiomasse und Ciliatenproduktion Februar 1986 - September 1988



Werte der gesamten Ciliatengemeinschaft
Projektion von Station 1 und 2

Abb. 17) Zusammenhang zwischen Ciliatenproduktion und Biomasse. Es treten hohe Produktionswerte im Sommer auf. Die Biomasse zeigt einen Anstieg im Mai, Oktober und im Dezember/Januar.

Negative Produktionswerte, vom 27.1.87 - 1.4.87 und vom 21.4.87 - 28.4.87 (s. Tab. 13 und 14), sind in Abb. 17) nicht gezeigt.

Zum Produktion/Biomasse-Verhältnis (P/B)

Da nach den obigen Berechnungen teilweise unrealistisch hohe Produktionswerte auftraten - etwa am 10.3., 26.6. und 5.8.86 (Station 1 und 2) - mußten solche Werte besonders kritisch betrachtet werden.

Es wurden zwei Auswahlkriterien verwendet, um realistische Produktionswerte zu erhalten. Diese waren:

- 1) "negative Produktionswerte" (s.o) wurden nicht berücksichtigt.
- 2) Die Produktionswerte pro Tag mußten niedriger sein, als die theoretisch höchstmögliche Produktion pro Tag (P max, s.o.).

Die hiernach verbleibenden Daten werden für Station 1 und 2 gemeinsam, jedoch nach Jahreszeiten getrennt, in Tab. 15) dargestellt. Die Aufschlüsselung nach Jahreszeiten erwies sich dabei durch die unterschiedliche Höhe der Produktion und vor allem durch die unterschiedliche Länge der Jahreszeiten (s. 4.5.1) als notwendig.

Tab. 15) Jahreszeitlich untergliederte Zusammenstellung der Biomasse und der Produktionswerte/Tag der Ciliatengemeinschaft (Gabelsflach 10 und 12 m). Es liegen hohe Werte im Sommer und Herbst vor.

Station & Tagnr. im Jahr	Datum	Seichtemp. °C	Biom. µgC	Produkt./ d µgC
Stat. 1 89.	29-Mar-88	3,0	0,00360	0,00059
Stat. 2 89.	29-Mar-88	3,0	0,00212	0,00030
Stat. 1 97.	06-Apr-88	4,0	0,01124	0,00046
Stat. 2 97.	06-Apr-88	3,0	0,00209	0,00005
Stat. 1 105.	14-Apr-87	1,0	0,01558	0,00012
Stat. 2 105.	14-Apr-87	1,0	0,01822	0,00003
Stat. 1 109.	18-Apr-88	5,0	0,01217	0,00200
Stat. 2 109.	18-Apr-88	5,0	0,00240	0,00130
20.3. bis 30.4.	Frühjahr	3	0,0087	0,0006
Stat. 1 123.	02-May-88	7,0	0,00965	0,01330
Stat. 1 141.	20-May-87	7,0	0,01433	0,00552
Stat. 2 141.	20-May-87	7,0	0,04482	0,01837
Stat. 1 148.	27-May-87	9,0	0,01704	0,01473
Stat. 2 148.	27-May-87	5,0	0,00427	0,00302
Stat. 1 162.	10-Jun-87	8,0	0,02343	0,02110
1.5. bis 31.8.	Sommer	7	0,0189	0,0127
Stat. 1 281.	07-Oct-86	10,0	0,05340	0,06443
Stat. 2 281.	07-Oct-86	11,0	0,06269	0,07294
Stat. 1 323.	18-Nov-86	8,0	0,03912	0,01463
Stat. 2 323.	18-Nov-86	8,0	0,03624	0,00922
Stat. 1 338.	03-Dec-86	8,0	0,06460	0,03841
Stat. 2 338.	03-Dec-86	8,0	0,02405	0,02260
Stat. 1 347.	12-Dec-86	7,0	0,02151	0,02432
Stat. 2 347.	12-Dec-86	7,0	0,05423	0,01897
Stat. 1 352.	17-Dec-86	6,0	0,02225	0,00679
Stat. 2 352.	17-Dec-86	6,0	0,01762	0,00132
1.9. bis 31.12.	Herbst	8	0,0396	0,0274
Stat. 1 7.	07-Jan-87	4,0	0,02481	0,00698
Stat. 2 7.	07-Jan-87	3,0	0,04558	0,00181
Stat. 1 13.	13-Jan-88	4,0	0,01873	0,01453
Stat. 2 13.	13-Jan-88	4,0	0,00807	0,01628
Stat. 1 62.	02-Mar-88	2,0	0,00729	0,00128
Stat. 2 62.	02-Mar-88	2,0	0,00389	0,00084
Stat. 1 70.	10-Mar-86	0,0	0,00051	0,00002
Stat. 2 70.	10-Mar-86	0,0	0,00044	0,00002
1.1. bis 19.3.	Winter	2	0,0137	0,0052

Tagnr.: Zählnummer des Tages im Jahr (1.1. = 1).

Die Biomasseverhältnisse für Frühjahr : Sommer : Herbst : Winter betragen nach Tabelle 15) am Standort: 1 : 2,5 : 5,9 : 1,6 und die Produktionsverhältnisse 1 : 21,2 : 45,7 : 8,7. Der Herbst zeigte somit die höchste Ciliatenbiomasseproduktion wie auch die höchste Ciliatenbiomasse.

Berechnet man hieraus die Produktion der Jahreszeit (durchschnittliche Produktion x Zeitspanne), so ergeben sich:

0,024 $\mu\text{gCC/g Tg}$ im Frühjahr; 1,59 $\mu\text{gCC/g Tg}$ im Sommer,
3,29 $\mu\text{gCC/g Tg}$ im Herbst und 0,42 $\mu\text{gCC /g Tg}$ im Winter.

Daraus resultiert die Jahresproduktion von 5,316 $\mu\text{gCC/g}$ Trockengewicht Sediment bei Gabelsflach. Mit der zugehörigen Biomasse von 0,0202 $\mu\text{gCC /g Tg}$ ($n=34$) berechnet sich ein P/B-Verhältnis der benthischen Ciliaten von 263. Es ergibt sich daraus eine "Generationszeit" von 1,4 Tagen für benthische Ciliaten ($365/263$). Aus dem Tabellenanhang G und H ist ebenfalls zu entnehmen, daß ein Teil (33 %) der errechneten "Generationszeiten" unter 2 Tagen liegt. Damit müßte für eine lückenlose Produktionserfassung dieser Organismen die Probennahme in einem derart engen Zeitabstand erfolgen. Bei dem P/B-Wert von 263 ist zu beachten, daß darin keinerlei Produktionswerte vom 27.1. bis zum 28.4.87 und vom 11.6. bis zum 6.10. berücksichtigt wurden (s. Tab. 15), da diese Werte nach den weiter oben genannten Auswahlkriterien als nicht verwertbar angesehen wurden. Da die, mangels verwertbarer Daten, notwendige Einbeziehung der Produktionswerte aus dem Sommer die Jahresproduktion eher noch erhöhen wird, ist wahrscheinlich mit einem insgesamt höheren P/B-Wert als 260 bei benthischen Ciliaten zu rechnen.

Detaillierte Vergleichswerte für benthische Ciliaten liegen aus der Literatur nicht vor. Damit bilden die hier ermittelten P/B-Daten deren erste produktionsbiologische Einordnung.

Zusammenfassend läßt sich aussagen, daß gegenüber "großen" Formen um das 300-fach kleinere Ciliaten etwa 10-fach kürzere "Generationszeiten" haben. Die Verdopplungszeit der Gesamtciliatengemeinschaft dürfte bei Gabelsflach zwischen 1-3 Tagen liegen. Die Biomasseproduktion, die aus 1 Gramm Sediment/Jahr hervorgeht, kann für das Gabelsflach mit ca. 5 μgCC angegeben werden. Im Frühjahr, Herbst und Winter war ein Biomassemaximum festzustellen, im Sommer das Produktionsmaximum. Das P/B-Verhältnis der benthischen Ciliaten ist mit mindestens 260 anzusetzen.

4.4 Die quantitativen Aussagen über die Bakterienflora

Die Zellzählung der Bakterien erfolgte an - nach Station 1 und 2 - getrennten Proben. Bei Material aus 10 m Wassertiefe wurde neben der Bestimmung der Gesamtbakterienzahl (GBZ) besonderer Wert auf die größenspezifische Aufgliederung der Biomasse gelegt sowie die Zahl sich teilender Zellen (FDC) in Prozent der Gesamtzahl ermittelt. Bei Material aus 12 m Wassertiefe stand zusätzlich zur Messung der Gesamtbakterienzahl die Erfassung frei im Porenwasser beweglicher, also nicht angehefteter Porenwasserbakterien (FPOWABZ) im Vordergrund.

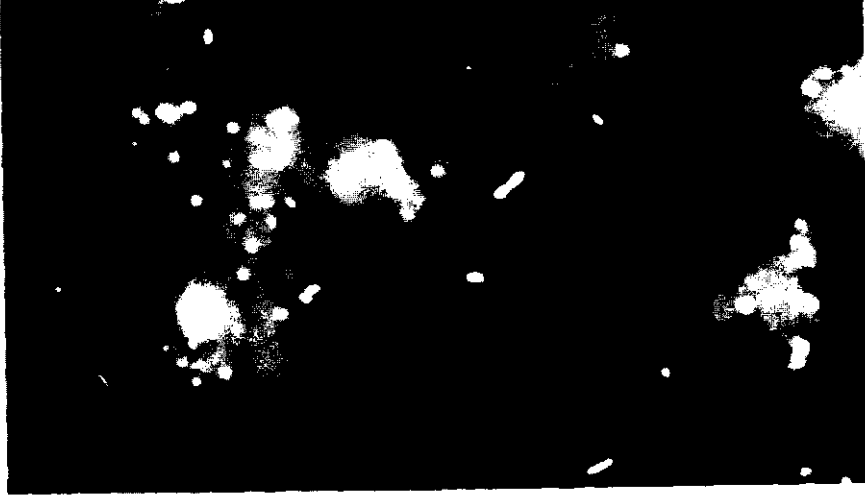
Einen Eindruck von den im Sediment vorkommenden Bakterien vermitteln die folgenden beiden Bilder.



Maßstab: ————— 20 μ m

Bild 1) Ultraschallbehandelte Sedimentprobe (Station 2, 28.4.87).
Es sind u.a. stäbchenförmige Bakterien, teilweise auf Detritus aufliegend, zu erkennen.

Akridinorangegefärbung. Vergrößerung: 1530 x.



Maßstab: ————— 20 µm

Bild 2) Im Porenwasser des Sediments vorhandene Bakterien, z.T. nicht an Partikel angeheftet (Station 2, 12.5.87).

Akridinorangefärbung. Vergrößerung: 1530 x.

In der folgenden Tabelle sind alle Zellzählungen der Bakterienproben zusammengefaßt. Sie beruhen auf analogen Verhältnissen wie bei den oben gezeigten Bildern.

Tab.16) Zusammenfassung der Bakterienzählung für Station 1 und 2. Dabei wurde neben der Gesamtbakterienzahl (GBZ), die FDC-Zahl (FDC) und die Zahl "frei", nicht angeheftet vorkommender Bakterien (FPOWABZ) quantifiziert (n.d.: nicht bestimmt; näheres s.Text).

Datum	GBZ 1 N/g Tg	± Kb	FDC %	FDC N/g Tg	FPOWABZ N/g Tg	± Kb	FPOWABZ 1 %	GBZ 2 N/g Tg	± Kb	FPOWABZ 2 N/g Tg	± Kb	FPOWABZ 2 %
10-Mar-86	9,59E+08	1,04E+08	1,39	1,52E+07	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
15-May-86	5,19E+08	6,44E+07	1,43	7,52E+06	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
29-May-86	1,53E+09	1,73E+08	2,82	4,32E+07	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
08-Aug-86	2,44E+09	2,88E+08	0,87	2,13E+07	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
14-Aug-86	1,49E+09	2,12E+08	1,79	2,67E+07	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
23-Sep-86	8,31E+08	1,33E+08	2,70	2,54E+07	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
07-Oct-86	1,14E+09	1,87E+08	1,45	1,45E+07	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
22-Oct-86	8,18E+08	1,64E+08	1,34	1,10E+07	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
07-Jan-87	8,71E+08	2,94E+08	2,07	1,80E+07	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
10-Feb-87	6,38E+08	9,19E+07	3,00	1,91E+07	n.d.	n.d.	n.d.	6,25E+08	8,04E+07	5,92E+07	1,27E+07	9,52
25-Feb-87	5,04E+08	7,62E+07	3,77	1,91E+07	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
19-Mar-87	1,14E+09	1,98E+08	2,69	3,01E+07	n.d.	n.d.	n.d.	8,75E+08	1,15E+07	9,56E+07	1,99E+07	10,93
01-Apr-87	1,09E+09	1,64E+08	1,09	1,15E+07	n.d.	n.d.	n.d.	8,05E+08	1,02E+08	9,71E+07	2,35E+07	12,07
14-Apr-87	8,71E+08	1,71E+08	1,03	8,88E+06	n.d.	n.d.	n.d.	8,47E+08	1,05E+08	9,40E+07	2,66E+07	11,09
21-Apr-87	5,92E+08	1,07E+08	3,33	2,10E+07	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
24-Apr-87	4,45E+08	5,17E+07	n.d.	n.d.	8,49E+07	1,71E+07	19,09	6,00E+08	6,92E+07	7,24E+07	1,49E+07	12,06
28-Apr-87	3,96E+08	7,44E+07	2,42	9,57E+06	n.d.	n.d.	n.d.	1,02E+09	1,30E+08	1,50E+08	3,42E+07	14,70
12-May-87	8,11E+08	8,38E+07	1,10	8,92E+06	n.d.	n.d.	n.d.	8,46E+08	1,15E+08	1,00E+08	2,17E+07	11,86
20-May-87	4,37E+08	1,22E+08	1,57	6,85E+06	n.d.	n.d.	n.d.	7,52E+08	1,38E+08	2,91E+07	8,85E+06	3,88
27-May-87	8,00E+08	1,10E+08	n.d.	n.d.	1,03E+07	3,19E+06	1,28	1,60E+09	3,24E+08	2,26E+07	5,54E+06	1,41
10-Jun-87	1,08E+09	1,58E+08	n.d.	n.d.	4,60E+07	8,34E+06	4,26	8,21E+08	1,49E+08	2,62E+07	5,52E+06	3,19
24-Jun-87	9,90E+08	1,43E+08	n.d.	n.d.	3,25E+07	5,79E+06	3,29	6,05E+08	8,16E+07	1,83E+07	4,68E+06	3,02
15-Jul-87	9,41E+08	1,85E+08	1,89	1,78E+07	n.d.	n.d.	n.d.	8,18E+08	9,24E+07	3,86E+07	6,42E+06	4,72
20-Aug-87	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	9,14E+07	1,70E+07	n.d.
16-Nov-87	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	1,64E+08	2,23E+07	n.d.
13-Jan-88	9,18E+08	1,27E+08	n.d.	n.d.	2,59E+07	5,25E+06	2,82	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
09-Sep-88	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	2,79E+08	2,61E+07	n.d.

Das Maximum in der Gesamtbakterienzahl (GBZ) fand sich für Station 1 am 5.8.86 mit $2,44 \times 10^9$ Bakterien (N)/g Tg Sediment, für Station 2 mit $1,6 \times 10^9$ (N)/g Tg am 27.5.87. Minima traten am 28.4.87 ($3,96 \times 10^8$) bei 10 m und am 24.4.87 bei 12 m (6×10^8) auf. Der Durchschnittswert der GBZ lag bei $9,272 \pm 1,862 \times 10^8$ /g Tg (n=24, Station 1) bzw. bei $8,512 \pm 1,690 \times 10^8$ /g Tg (n=12, Station 2). Da diese Werte statistisch nicht signifikant verschieden sind, ergibt sich ein Bakterienabundanzwert für Gabelsflach von durchschnittlich $9,05 \pm 1,29 \times 10^8$ Zellen/g Tg Sediment (n=36). Der durchschnittliche Wert sich teilender Zellen (FDC) betrug 2,01 % (n=19) der Gesamtbakterienzahl. Das Maximum der FDC-Zahl lag mit 3,8 % am 25.2.87, das Minimum mit 0,9 % am 5.8.86. Dieses fiel mit dem GBZ-Maximum zusammen. Die "freien" Porenwasserbakterien (FPOWABZ) machten bei Station 1 6,2 % (n=5) und bei Station 2 8,2 % (n=12) der GBZ aus. Der Prozentsatz dieser Bakterien stellt somit durchschnittlich rund 8 % der Gesamtbakterienzahl. Maxima der FPOWABZ lagen für beide Tiefen Ende April 1987 mit 19 % bzw. 15 % und Minima Ende Mai 1987 mit 1,3 % bzw. 1,4 %. Da bei der FDC- und auch der FPOWABZ-Zählung keine Größendifferenzierung vorgenommen wurde, unterblieb auch eine Biomassekalkulation.

Berechnet man die Differenz der Bakterienzahlen von Probentag zu Probentag und bezieht den resultierenden Wert auf die Einheit pro 1 Tag, so zeigt die Gesamtbakterienzahl (Station 1) hohe Zunahmen von ca. 5×10^7 Zellen/g-d im Mai 1986 und Mai 1987; kleinere peaks treten im Oktober 1986 und März 1987 auf. Ein starker Rückgang ist im August 1986 und Ende April 1987 sowie Ende Mai 1987 festzustellen. Demgegenüber zeigt die zeitliche Änderung der FDC-Zahl/d - besonders auffällig im April - einen nahezu gegenläufigen Verlauf, wobei die Maxima bzw. Minima etwa 2 Wochen vor den GBZ Minima bzw. Maxima eintreten. Ein zeitgleiches Auftreten von Maxima für Gesamtbakterienzahl und Zahl sich teilender Zellen war allein im Mai 1986 und März 1987 festzustellen.

Für die "freien" Porenwasserbakterien an Station 2 war nur zum 28.4.87 eine starke Zunahme von 6×10^6 Zellen/d zu verzeichnen. Sie ging mit einer Zunahme der GBZ bei Station 2 einher. Von Ende April bis Mitte Mai 1987 ging die GBZ jedoch an beiden Stationen stark zurück. Ende Mai 1987 kam es zu einem Anstieg, dem eine erneute Abnahme der GBZ zum 10.6.87 folgte. Ein Jahresgang der Porenwasserbakterien konnte insgesamt nur in recht bescheidenem Maße, mangels Datenmaterials, erstellt werden. Ob bei den Kategorien der Zahlen sich teilender Bakterien oder der frei beweglichen Porenwasserbakterien (FPOWABZ) eine bestimmte Bakteriengrößenklasse bevorzugt vorkam, ist nicht zu sagen.

Die Bakterienbiomasse wurde nur bei Station 1 gemessen. Errechnet man aus den vorliegenden 19 Biomassewerten die Durchschnittsbiomasse pro Zelle, so ergibt sich ein Mittelwert von $1,21 \pm 0,2 \times 10^{-8} \mu\text{gC/}$ Bakterienzelle. Da vergleichbar hohe Werte aus der Kieler Bucht mit $1,6 \pm 0,3 \times 10^{-8} \mu\text{gC/Zelle}$ ($n=36$) für Bakterien aus marinem Sandsediment (Meyer-Reil 1987) oder mit $1,06 \times 10^{-8} \mu\text{gC/Zelle}$ für Bakterioplankton eines Süßwassersees (Nagata 1986) vorliegen, wurde der hier ermittelte Kohlenstoffgehalt/Zelle verwendet, um für Station 2 die Bakterienbiomasse zu berechnen. Dazu wurden die Bakterienzellzahlen der 12 m Station mit dem Faktor $1,21 \times 10^{-8} \mu\text{gC}$ multipliziert und so jeweils die Gesamtbakterienbiomasse der Station 2 errechnet.

Die Zusammenstellung der Temperatur- und Bakterienbiomassewerte zeigt Tab. 17).

Tab. 17) Die Gesamtbakterienbiomasse (GBB) und Sedimenttemperatur (Sed.t) für die 10 und 12 m Station (1 bzw. 2)

Datum	Sed.t 1 °C	GBB 1 ($\mu\text{gC/g Tg}$) (Volumenmessung)	Sed.t 2 °C	GBB 2 ($\mu\text{gC/g Tg}$) (GBZ x $1,21 \times 10^{-8}$)
10.03.1986	0	9,649	0	n.d.
13.05.1986	8	3,761	6	n.d.
29.05.1986	10	14,741	7	n.d.
05.08.1986	14,5	53,981	15	n.d.
14.08.1986	15	15,670	15	n.d.
23.09.1986	11	10,384	11	n.d.
07.10.1986	10	24,900	11	n.d.
22.10.1986	10	8,546	11	n.d.
07.01.1987	4	8,369	3	n.d.
10.02.1987	-0,2	7,720	-0,2	7,567
25.02.1987	-1	6,051	0	n.d.
19.03.1987	-1	19,151	-1	10,585
01.04.1987	0	11,689	0,5	9,737
14.04.1987	1	8,100	1	10,252
21.04.1987	2	8,316	n.d.	n.d.
24.04.1987	3	n.d.	2	7,264
28.04.1987	5	4,632	3	12,386
12.05.1987	8	6,940	6	10,237
20.05.1987	7	5,868	7	9,094
27.05.1987	9	n.d.	5	19,411
10.06.1987	8	n.d.	7	9,938
24.06.1987	10	n.d.	9	7,324
15.07.1987	14,5	7,148	14	9,895
Mittelwert		$12,40 \pm 5,47 \mu\text{gC/g Tg}$ (n = 19)		$10,31 \pm 2,05 \mu\text{gC/g Tg}$ (n = 12)

Das Maximum der Gesamtbakterienbiomasse (GBB) trat bei Station 1 am 5.8.86 auf, bei Station 2 am 27.5.87. Es deckte sich mit den jeweiligen GBZ-Maxima. Faßt man beide Stationen zusammen, so beträgt die GBB bei $11,6 \pm 3,3 \mu\text{gC /g Tg Sediment}$ (n=31). Aus den Daten ergab sich jahreszeitlich aufgeschlüsselt für die Bakterienbiomasse (GBB) im Frühjahr ein Mittelwert (\pm Std.) von $8,48 \pm 2,59 \mu\text{gC /g Tg}$ (n=6), im Sommer von $16,83 \pm 18,84 \mu\text{gC /g Tg}$ (n=6), im Herbst von $14,61 \pm 8,96 \mu\text{gC /g Tg}$ und im Winter von $10,32 \pm 5,97 \mu\text{gC /g Tg}$. Die Gesamtbakterienbiomasse stieg mit steigender Temperatur an (s. Tab.17).

Die allein für Station 1 vorgenommene Größendifferenzierung der Bakterien ist im Tabellenanhang (J, K) zu finden. Es ergab sich zu keinem Zeitpunkt eine eindeutige Dominanz (> 60 %) einer Längen- oder Größenklasse unter den Bakterien.

Zusammengefaßt stellten die folgenden 3 Längensklassen durchschnittlich über 20 % der Gesamtbakterienzahl:

Kokken 0,5 μm (23,83 %) (BLk.1)
Stäbchen 0,5 / 0,25 μm (32,11 %) (BLk.4)
Stäbchen 1,0 / 0,25 μm (21,84 %) (BLk.5)

Alle übrigen Gruppen wiesen demgegenüber nur Anteile von weniger als 10 % auf:

Kokken 1,0 μm (4,8 %)
Kokken 2,0 μm (0,53 %)
Stäbchen 2,0 / 0,25 μm (6,0 %)
Stäbchen 3,0 / 0,25 μm (1,45 %)
Stäbchen >3-5/ 0,25 μm (1,77 %)
Stäbchen > 5 / 0,25 μm (0,67 %)
Stäbchen 1,0 / 0,50 μm (2,86 %)
Stäbchen 2,0 / 0,50 μm (2,68 %)
Stäbchen 3,0 / 0,50 μm (0,41 %)
Stäbchen >3-5/ 0,50 μm (0,30 %)
Vibrionen 2-3/ 0,25 μm (0,76 %)

Es läßt sich ablesen, daß Bakterien mit einer Länge bis zu 1 μm etwa 85 % der Gesamtbakterienzahl stellten.

Betrachtet man die Biomasse, so lauten für die einzelnen Größenklassen die Mittelwerte der Prozentanteile wie folgt:

Zunächst die Größenklassen mit mehr als 10 %-Anteil an der Gesamtbakterienbiomasse:

Kokken 0,066 μm^3 (14,37 %) (BBk.1)
Kokken 0,524 μm^3 (21,35 %) (BBk.2)
Kokken 4,190 μm^3 (14,26 %) (BBk.3)

Weniger als 10 % an der Biomasse stellten durchschnittlich:

Stäbchen	0,025 μm^3	(7,61 %)
Stäbchen	0,049 μm^3	(9,33 %)
Stäbchen	0,098 μm^3	(5,17 %)
Stäbchen	0,147 μm^3	(1,79 %)
Stäbchen	0,245 μm^3	(3,84 %)
Stäbchen	>0,39 μm^3	(2,30 %)
Stäbchen	0,196 μm^3	(4,72 %)
Stäbchen	0,393 μm^3	(8,73 %)
Stäbchen	0,589 μm^3	(1,93 %)
Stäbchen	0,982 μm^3	(2,16 %)
Vibrionen	0,38 μm^3	(2,45 %)

Damit waren im Mittel 50 % der Biomasse in Form von Kokken in den Sandsedimenten bei Gabelsflach vorhanden.

Es fiel außerdem auf, daß von den zahlenmäßig häufigeren Bakterien allein die Kokken von 0,5 μm Länge mit 14,37 % auch einen höheren Anteil an der Biomasse einnahmen.

Für den in Kapitel 4.6 folgenden Vergleich der einzelnen Bakteriengruppen in Zusammenhang mit Veränderungen bei den Ciliaten wurden die Prozentangaben über die Gesamtbakterienzahlen in Abundanz/g Tg umgerechnet (hier nicht gezeigt). Die jahreszeitlichen Veränderungen der Bakterienlängen- bzw. Größenklassen werden dort angegeben.

Mit den im Material und Methoden-Teil (s. 3.4.5) festgelegten übergreifenden Kategorien für die Bakterien ergeben sich aus den obigen Werten folgende prozentuale Anteile:

- Bakterien $\leq 1,5 \mu\text{m}$ Länge = 85 % der Gesamtbakterienzahl (GBZ)
- Bakterien $> 1,5 \mu\text{m}$ Länge = 15 % der GBZ
- Bakterien $\leq 0,15 \mu\text{m}^3$ Biovolumen = 38 % der Bakterienbiomasse
- Bakterien $> 0,15 \mu\text{m}^3$ Biovolumen = 62 % der GBB
- mittleres Biovolumen/Bakterienzelle = $0,12 \mu\text{m}^3$.

Damit war der Hauptteil der Zellzahl in den "kleinen" Bakterien vorhanden, der Hauptanteil an der Biomasse jedoch in den im Volumen größeren Zellen gebunden.

Eine genauere Aufschlüsselung der Bakterienzellen nach ihren

Längen erbrachte folgende Mittelwerte:

- Bakterien von $\leq 0,5 \mu\text{m}$ 56 % Anteil an der Gesamtbakterienzahl
- Bakterien von $1 \mu\text{m}$ 30 % an der GBZ
- Bakterien zwischen $2-3 \mu\text{m}$ 12 % an der GBZ
- Bakterien $> 3-5 \mu\text{m}$ 2 % an der GBZ
- Bakterien $> 5 \mu\text{m}$ 0,7 % an der GBZ.

Würden Ciliaten Bakterien mit der geringsten hier erfaßten Länge von $\leq 0,5 \mu\text{m}$ nicht mehr - aufgrund ihrer Mundstruktur - aufnehmen können, wären für sie 56 % der Bakterien nicht als Nahrung nutzbar.

Nach der zusätzlich vorgenommenen Einteilung in 3 Biomassegruppen ergab sich im Mittel als Anteil an der Bakterienbiomasse für:

- Bakterien $\leq 0,25 \mu\text{m}^3$ (BBMG-1): 47 % der GBB
- Bakterien zwischen $0,39$ und $0,98 \mu\text{m}^3$ (BBMG-2): 39 % der GBB
- Bakterien von $4,2 \mu\text{m}^3$ (BBMG-3) (wahrscheinlich z.T. Cyanobakterien) ein Anteil von 14 % an der Gesamtbakterienbiomasse.

Somit wäre in der Bakterienbiomassegruppe 1 (Zellen mit geringem Biovolumen) rund 50 % der Bakterienbiomasse (GBB) vorhanden.

Zur Produktion und zum Produktion/Biomasse-Verhältnis bei Bakterien

Da eigene Produktionsmessungen für Bakterien nicht vorliegen, wurde auf Daten von Meyer-Reil (1987) zurückgegriffen. Dort ist der Biomassezuwachs als "Produktion" bezeichnet worden, ohne die Elimination mit einzubeziehen. Da die Elimination nur abgeschätzt werden konnte, blieb sie auch bei der folgenden Berechnung unberücksichtigt. Meyer-Reil (1987) bestimmte für Sandsedimente in 10 m Tiefe bei Gabelsflach im Sommer eine "Produktion" von $8 \mu\text{g}$ bakteriellern Kohlenstoff (BC) / $\text{cm}^2 \cdot \text{d}$ bei einer Schichtdicke von 1 cm. Für ein Sand-Schlicksediment bei 18 m Tiefe ermittelte er "Produktionswerte" von: $2,2 \text{ g BC/m}^2$ im Frühjahr, 1 g BC/m^2 im Herbst und $1,1 \text{ g BC/m}^2$ im Winter. Für den Sommer fehlen Angaben für diesen Standort. Da diese Werte auf "Tagesproduktionen" von $300 \text{ mg BC/m}^2 \cdot \text{d}$ im Frühjahr, von $140 \text{ mg BC/m}^2 \cdot \text{d}$ im Herbst und von $20 \text{ mg BC/m}^2 \cdot \text{d}$ im Winter beruhen, muß daraus ein Produktionszeitraum von nur 7,3 Tagen (Frühjahr), von 7,1 Tagen (Herbst) und

55 Tagen (Winter) gefolgt werden. Diese kurzzeitig auftretenden, hohen Produktionswerte deuten auf die durch sedimentierte Phytoplanktonblüten gesteuerte Biomasseproduktion der Bakterien bei 18 m Tiefe hin (Meyer-Reil 1987). Die höchste "Produktion" pro Tag lag damit im Frühjahr, die niedrigste im Winter. Im folgenden wird versucht, mit Hilfe dieser Daten eine Abschätzung der "Jahresproduktion" der Sedimentbakterien an der 10 m Station Gabelsflach vorzunehmen. Hierzu wird aus Daten von Meyer-Reil (1987) ein "hypothetisch" zusammengesetztes Sediment konstruiert, das Werte des 10 m und des 18 m Tiefenbereichs vereinigt. Hierbei ist zu bedenken, daß die "Produktion" bei 10 m im Frühjahr und Herbst wahrscheinlich nicht durch sedimentiertes Phytoplankton gesteuert wird, sondern höchstwahrscheinlich eher durch die länger als 1 Woche andauernde benthische Primärproduktion. Bildet man aus den Werten von $8 \mu\text{g BC/cm}^2\cdot\text{d}$ (Sommer), $30 \mu\text{g BC/cm}^2\cdot\text{d}$ (Frühjahr), $14 \mu\text{g BC/cm}^2\cdot\text{d}$ (Herbst) und $2 \mu\text{g BC/cm}^2\cdot\text{d}$ (Winter) den Mittelwert, so ergibt sich eine durchschnittliche bakterielle "Biomasseproduktion" von $13,5 \mu\text{g BC/cm}^2$ und Tag. Auch hier soll, da die Jahreszeiten - bei Berücksichtigung der Temperatur - unterschiedlich lange Zeiträume einnehmen (s. 4.5.1), die "Produktion" für die einzelnen Jahreszeiten angegeben werden. So wurde für das Frühjahr (40 d) eine "Produktion" von $30 \mu\text{g BC/cm}^2\cdot\text{d}$ über 20 Tage plus eine "Produktion" von $13,5 \mu\text{g BC/cm}^2\cdot\text{d}$ über 20 Tage angenommen, für den Herbst (120 d) eine "Produktion" von $14 \mu\text{g BC/cm}^2\cdot\text{d}$ über 60 Tage plus eine "Produktion" von $13,5 \mu\text{g BC/cm}^2\cdot\text{d}$ über 60 Tage und für den Sommer (125 d) ein Wert von $8 \mu\text{g BC/cm}^2\cdot\text{d}$ sowie den Winter über (80 d) von $2 \mu\text{g BC/cm}^2\cdot\text{d}$. Daraus resultierte ein Jahresbiomassezuwachs der Bakterien von insgesamt $3680 \mu\text{g BC/cm}^2\cdot\text{a}$. Legt man eine Schichtdicke des Sediments von 1 cm zugrunde und rechnet auf Gramm Trockengewicht (g Tg) um, so ergäbe sich für das gesamte Jahr an der 10 m Station bei Gabelsflach ein Biomassezuwachs von $2286 \mu\text{g BC/g Tg}\cdot\text{a}$. Bei Berücksichtigung der mittleren Bakterienbiomasse von rund $12 \mu\text{g BC/g Tg}$ (diese Arbeit), würde ein P/B-Wert von 190 für die hier untersuchten Sedimentbakterien resultieren. Unter Miteinbeziehung der Elimination, welche etwa gleichhoch wie der Zuwachs sein müßte (s. 5.3), würde sich ein noch höherer P/B-Wert - von doppelter Höhe - ergeben.

Aus der Literatur sind P/B-Verhältnisse von Bakterien kaum bekannt. Vergleicht man die hier errechneten P/B-Daten mit Werten, die aus Angaben von Burkill (1982) errechnet werden konnten, so ergäbe sich aus seinen Werten ein P/B-Verhältnis für Bakterien von 150. Burkill (1982) führte seine Untersuchungen allerdings nur 10 Monate lang (ohne Juli und Dezember) an Bakterioplankton eines Ästuars und auch ohne Berücksichtigung der Elimination durch. Nach Angaben von Schwinghamer et al. (1986) beträgt der P/B-Wert für Bakterien 292. Diese Autoren ermittelten den Wert durch Extrapolation einer Regressionsgleichung, die Daten von Makro- und Meiofaunaorganismen enthielt, sowie unter der Voraussetzung, daß zwischen 1 und 10 % der Gesamtbakterienbiomasse stoffwechselaktiv sind. Die Daten zeigen, daß das Produktion/Biomasse-Verhältnis für benthische Bakterien zwischen 200 und 400 anzusetzen ist.

Zusammenfassend läßt sich über die Bakterienflora aussagen:

Die Gesamtbakterienzahl (GBZ) liegt durchschnittlich bei $9 \pm 1,3 \times 10^8$ Zellen/g Tg (Variabilität: $0,4 \times 10^9$ bis $2,4 \times 10^9$). Davon beträgt der Anteil, der sich in Teilung befindlichen Zellen (FDC) im Mittel 2 % (Variabilität: 1 bis 4 %). Nicht angeheftete Porenwasserbakterien (FPOWABZ) machen 8 % (Schwankungsbreite: 1 bis 19 %) der Gesamtbakterienzahl aus. Zellen von $\leq 1,5 \mu\text{m}$ bilden 85 % der GBZ, Zellen von $> 1,5 \mu\text{m}$ die verbleibenden 15 %. Die Gesamtbakterienbiomasse (GBB) beträgt $12 \pm 3 \mu\text{g}$ Bakterienkohlenstoff (BC)/g Tg. Die Bakterien enthalten durchschnittlich $1,2 \pm 0,2 \times 10^{-8} \mu\text{g}$ Kohlenstoff/ Zelle. Bakterien mit einem Zellvolumen $\leq 0,15 \mu\text{m}^3$ stellen 38 % der GBB, die mit einem Zellvolumen von $> 0,15 \mu\text{m}^3$ 62 %. Zellen von 2 μm Durchmesser - möglicherweise z.T. Cyanobakterien - machen nach ihrer Biomasse 14 % der GBB, jedoch nach ihrer Anzahl nur 0,5 % der GBZ aus. Eine merkliche Zunahme der GBZ trat im Frühjahr (1987) auf, begleitet von einer Abnahme in der FDC-Zahl. Die "freien" Porenwasserbakterien gingen besonders auffällig - um eine Größenordnung - im Zeitraum von Ende April bis Ende Mai (1987) zurück. Der P/B-Wert der Sedimentbakterien kann zwischen 200 und 400 eingegrenzt werden.

4.5 Die Wirkungen der Einzelparameter in situ auf die Ciliaten

Im folgenden Kapitel werden die Einflüsse aller gemessenen Parameter einzeln auf die Ciliatenpopulationen bei Gabelsflach behandelt. Der Zusammenhang zwischen Bakterien und Ciliaten wird unter 4.6 gesondert dargestellt. Von diesem Kapitel an sollen bis zum Ende des Ergebnisteils einzelne Punkte bereits auch diskutiert werden. In der später folgenden Gesamtdiskussion wird nur noch auf besonders wichtig erscheinende Parameter und deren Einflüsse auf die Ciliatenfauna eingegangen.

4.5.1 Der Einfluß der Sedimenttemperatur

Zunächst soll an dieser Stelle die aufgrund der Messungen der Sedimenttemperatur erfolgte Verteilung der Probennahmezeitpunkte auf die Jahreszeiten gezeigt werden. Hiernach wird die Einwirkung der Temperatur auf die Ciliaten erläutert.

Der Zeitraum der Untersuchungen umfaßte insgesamt 2,5 Jahre. Dabei wurden vom Februar 1986 bis September 1988 2 Frühjahrs-, 3 Sommer-, 2 Herbst- und 3 Wintersituationen erfaßt. Die Zusammenfassung der Ergebnisse zu einer bestimmten Jahreszeit erfolgte weniger nach dem Kalendermonat, als nach dem im Sediment vorherrschenden Temperaturbereich.

I.e. galt als Temperaturbereich für:

das Frühjahr	- 2	bis + 5 °C
den Sommer	+ 6	bis +15 °C
den Herbst	+15	bis + 6 °C
den Winter	+ 5	bis - 2 °C.

Für beide Stationen wurden die Ergebnisse der Messungen an den einzelnen Probennahmetagen zu Mittelwerten für die Jahreszeiten wie folgt zusammengefaßt:

1986/87

Winter: Daten vom 12.2.86 und 10.3.86

Frühjahr: keine Probennahme

Sommer: Daten vom 13.5.86 - 14.8.86

Herbst: Daten vom 23.9.86 - 17.12.86

Winter: Daten vom 7.1.87 - 19.3.87.

1987/88:

Frühjahr: Daten vom 1.4.87 - 28.4.87

Sommer: Daten vom 12.5.87 - 20.8.87

Herbst: Daten vom 7.9.87 - 16.11.87

Winter: Daten vom 13.1.88 und 2.3.88.

1988:

Frühjahr: Daten vom 29.3.88 - 18.4.88

Sommer: Daten vom 2.5.88 - 4.8.88.

Für die einzelnen Jahreszeiten ergaben sich als Durchschnittswert über die 2,5 Jahre folgende Zeiträume/Jahreszeit:

Frühjahr : 20.3. - 30. 4.; Dauer ca. 40 Tage

Sommer : 1.5. - 31. 8.; Dauer ca. 125 Tage

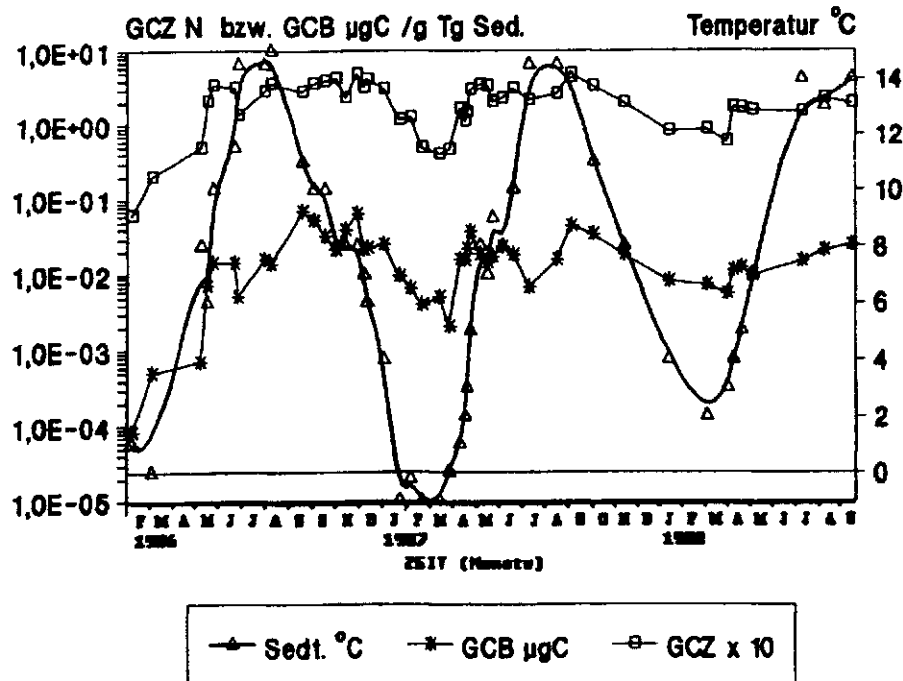
Herbst : 1.9. - 31.12.; Dauer ca. 120 Tage

Winter : 1.1. - 19. 3.; Dauer ca. 80 Tage

Da die Temperaturbereiche (-2 bis 5 °C und 6 bis 15 °C) zweimal vorkamen, ließ sich zusätzlich eine Zusammenfassung für niedrige oder hohe Temperaturen vornehmen. Daraus ergab sich eine Zusammenlegung der Frühjahrs- und Winterdaten sowie der Sommer- und Herbstwerte.

Der Einfluß der Temperatur wird von verschiedenen Autoren (vgl. Hartwig 1973 b) als besonders entscheidend für die Ciliatenzahl angesehen. Es existieren aber auch Veröffentlichungen, nach deren Angaben die Abundanzentwicklung von Ciliaten temperaturunabhängig gesteuert ist (Wright 1984). Welcher Zusammenhang für die Ciliaten am Standort Gabelsflach besteht, soll durch eine Gegenüberstellung von Sedimenttemperatur einerseits und Ciliatenzahl und Biomasse andererseits für Station 1 und 2 in Abb. 18) bzw. 19) deutlich werden. Die Temperaturmeßwerte sind im Tabellenanhang A und D gezeigt.

Einfluß der Sedimenttemperatur auf die Ciliaten-Zahl und -Biomasse vs Zeit



Mittelwerte (n=9); Station 1, 10 m

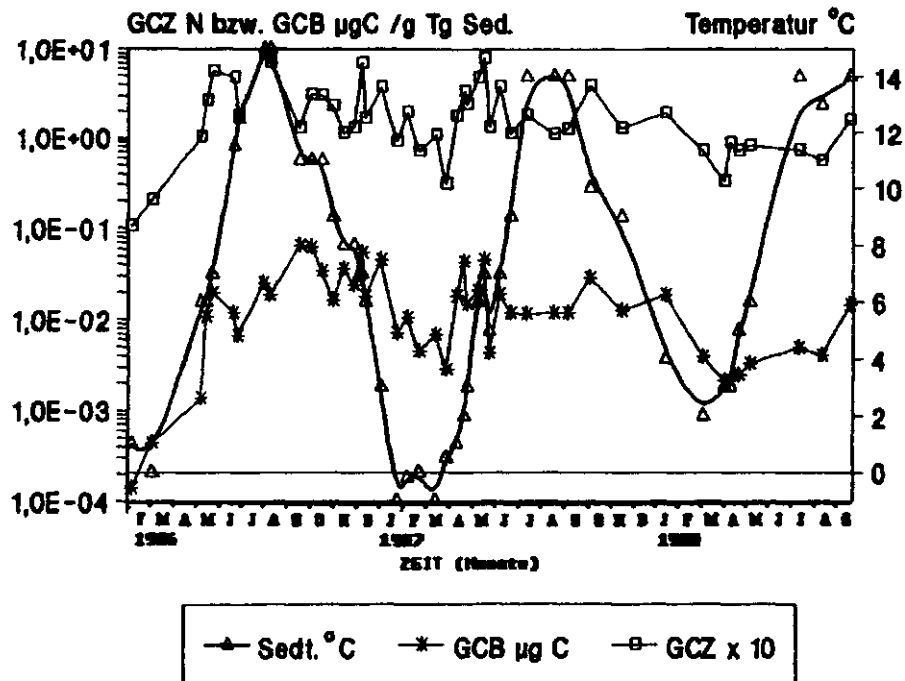
Abb. 18) Zeitliche Änderung der Ciliatenzahl (GCZ) und Biomasse (GCB) bei Station 1 und der Temperatur. Es ist kein zeitgleicher Zusammenhang der Maxima abzulesen.

Nach Abb. 18) zeigt sowohl der Kurvenverlauf der Temperatur als auch der Ciliaten eine sinusförmige Veränderung, der tendenziell gesehen gleichförmig ist. Ein Plateau in der Ciliatenzahl wird bereits im Mai bei ca. 8 °C erreicht. Das Maximum der Sedimenttemperatur (15 °C) tritt aber erst später, im August, auf. Zeitgleich war weder ein Zahl- noch Biomassemaximum der Ciliaten zu verzeichnen. Ferner sind im Herbst 1986 und 1987 sowie im Dezember 1987 peaks in der Ciliatenzahl- und Biomasse vorhanden, wenn die Temperatur bereits absinkt. Minima bei den Ciliaten folgen auf die Temperaturminima um ca. 4 Wochen zeitversetzt. Das hängt mit den bei niedrigen Temperaturen stark verlängerten Generationszeiten zusammen (s. 4.3). Ciliaten vermögen sich aber durchaus noch bei -1 °C zu teilen (Lee & Fenchel 1972).

Starke Abnahmen in der Zahl und Biomasse der Ciliaten sind auch im Juli 1986 und Juli 1987 sowie am 5.11.86 zu verzeichnen. Dort liegen die Temperaturen deutlich über dem Jahresmittelwert von 7 °C und scheiden somit als Ursache für die Abnahme aus. Daß die Temperatur nicht der allein entscheidende Faktor für die Entwicklung von Ciliatenpopulationen ist, kann deutlich aus den Werten des Jahres 1988, ab Mai, abgelesen werden. Trotz nahezu - verglichen mit den beiden Vorjahren - identischer Temperaturen sind keine entsprechend den Vorjahren gleichhohen Werte bei den Ciliaten, weder in der Zahl noch in der Biomasse, zu verzeichnen.

Für die Station 2 bot sich ein analoges Bild, das Abb. 19) zeigt.

Einfluß der Sedimenttemperatur auf die Ciliaten-Zahl und -Biomasse vs Zeit



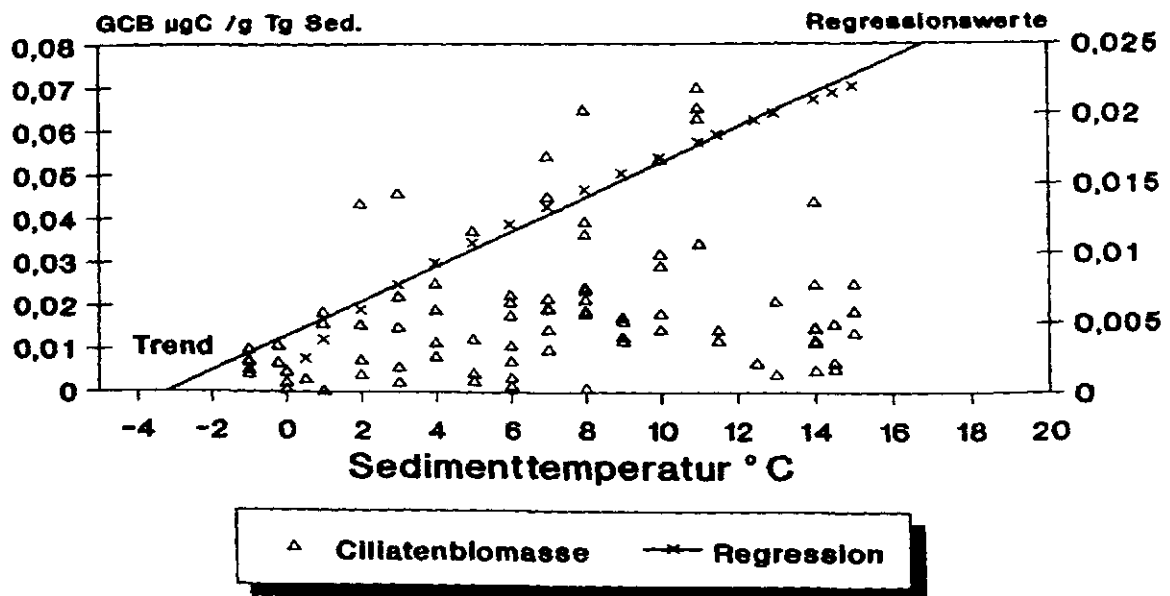
Mittelwerte (n=9); Station 2, 12 m

Abb. 19) Zeitliche Änderung der Ciliatenzahl (GCZ) und Biomasse (GCB) bei Station 2 und der Temperatur. Es ist kein zeitgleicher Zusammenhang der Maxima abzulesen.

Aus Abb. 19) wird deutlich, daß auch hier Temperatur- und Ciliatenmaxima nicht zur selben Zeit auftreten müssen, wie man im August/September 1987 besonders deutlich sehen kann. Wie bei der 10 m Station treten hier ebenfalls die Temperaturminima vor den Minima in der Ciliatenzahl bzw. der Biomasse auf.

Da an beiden Stationen gleichartige Verhältnisse zu finden waren, wurden in einer Projektion alle Ciliatenbiomassedaten vereinigt und mit den entsprechenden Werten der Sedimenttemperatur in Beziehung gesetzt. Dabei sollte geprüft werden, ob ein Zusammenhang zwischen beiden Parametern besteht. Das Ergebnis der Projektion zeigt Abb. 20).

Zusammenhang zwischen der Sedimenttemperatur und der Ciliatenbiomasse



Stationen 1 und 2; Datenpunkte aus Mittelwerten

Abb. 20) Veränderung der Ciliatenbiomasse (GCB) im Sediment mit der Temperatur. Es ist ein Anstieg der Gesamtciliatenbiomasse mit steigender Sedimenttemperatur zu verzeichnen. Zur Verdeutlichung des Zusammenhangs ist die Regression eingezeichnet (Trendkurve. X: Temperatur, Y: Ciliatenbiomasse Formel: $Y = 0,0011 \times X + 0,0056$).

Es wird aus Abb. 20) deutlich, daß mit steigender Temperatur potentiell mit einer höheren Ciliatenbiomasse zu rechnen ist. Bei manchen Wertepaaren bleibt die Biomasse jedoch über den gesamten Temperaturbereich konstant. Die Gesamtciliatenbiomasse liegt mit Masse zwischen $0,004 \mu\text{gCC} / \text{g Tg}$ und $0,25 \mu\text{g CC} / \text{g Tg}$. Für den Zusammenhang zwischen Ciliatenzahl und Temperatur ergab sich ein analoges Bild. Es lagen bei höherer Temperatur auch höhere Ciliatenabundanzen vor.

An dieser Stelle sei aber darauf hingewiesen, daß die Temperatur neben Wirkungen auf den Stoffwechsel bzw. die Generationszeit

zusätzlich noch auf andere Bereiche Einfluß nehmen kann. Für Protozoen wären in diesem Zusammenhang z.B. die Veränderung in der Zellgröße (James & Read 1957) oder die Verdauungszeit von Bakterien (Sherr et al. 1988 b) zu nennen.

Abschließend ist festzuhalten, daß bei hoher Temperatur ebenfalls höhere Ciliatenwerte festzustellen waren. Höchstwerte für die Ciliatenzahl oder Biomasse sind bereits ab ca. 7 °C, dem Jahresmittelwert der Sedimenttemperatur am Standort, zu finden. Dieser Wert wird ab April/Mai erreicht und kann bis zum Januar im Sediment bestehen bleiben. Die Maxima bzw. Minima traten für die Temperatur und die Ciliatenwerte nicht zeitgleich auf.

4.5.2 Die Auswirkung der Seewetterlage

Von den gemessenen Ciliatenparametern kann die Abundanz über starke Wasserbewegungen, die Sedimentumlagerungen bewirken, sehr deutlich beeinflusst werden. Die Stärke der Wasserbewegung wird jedenfalls von Bock (1951) und Scharf (1979) als ein maßgeblicher Umweltfaktor mit Wirkung auf die benthischen Ciliaten hervorgehoben. Nach Aussagen dieser Autoren kommt es während der Sedimentumschichtungen zu einer Dezimierung der Ciliatenpopulation durch mechanische Beschädigung der Organismen. Auch ist am Standort zu erwarten, daß infolge starker Wasserbewegungen Sand der oberen Sedimentschicht verlagert und sogar verfrachtet wird. Ein vollständiger Abtrag des Sediments war jedoch während des Untersuchungszeitraumes niemals festzustellen. Wasserbewegungen, die bis in 10 und 12 m Tiefe merklich auf die Bodenoberfläche einwirken können, sind nach Schweimer (1976) ab Wellenhöhen über 1,5 m zu erwarten. Solche Werte können ab Windstärke 5-6 auftreten. Windstärken in mindestens dieser Höhe wurden bei 29 % der Untersuchungen gemessen. Insgesamt gesehen wurden während der 2,5 Jahre dauernden Messungen an 51 % der beabsichtigten Tage einer Probennahme hohe Windstärken registriert.

Die Gegenüberstellung von Windstärke und Richtung mit den Veränderungen in der Ciliatenzahl bei den Stationen zeigt Tab. 18).

Tab. 18) Zusammenhang zwischen Windstärke sowie Windrichtung und der Änderung in der Ciliatenzahl bei Station 1 und 2.

Datum	Windricht. Windstärke	Station 1 Differenz Ciliatenzahl N / g Tg	Station 2 Differenz Ciliatenzahl N / g Tg	
10-Mar-86	EIS SO4	1,43	0,99	
11-Mar-86	Eis			
13-May-86	EIS W	2,78	8,38	
21-May-86	W	16,04	16,06	
29-May-86	SW 3-4	13,65	30,09	
26-Jun-86	W 5	-3,18	-8,06	
02-Jul-86	W	-17,98	-30,38	
05-Aug-86	N 5	15,07	68,9	
14-Aug-86	S 5	8,34	-15,66	
28-Aug-86	W 7-9			
04-Sep-86	W 8			
23-Sep-86	W 7	-8,69	-58,27	A A
07-Oct-86	SW 4-5	8,12	18,37	
22-Oct-86	SSW 6	3,53	-1,24	
05-Nov-86	WSW 6	3,05	-6,94	
18-Nov-86	SW 5	-19,32	-12,02	
03-Dec-86	SW 9	25,86	1,82	Z Z
12-Dec-86	W 5-6	-17,14	56,76	
17-Dec-86	W 7-8	9,43	-52,95	Z A
07-Jan-87	NO 4	-10,67	20,2	
14-Jan-87	Eis NO 9			
27-Jan-87	WSW 5	-19,28	-27,87	
10-Feb-87	WS 6-7	0,98	10,46	Z Z
25-Feb-87	NW 4	-7,7	-12,51	
05-Mar-87	Eis			
11-Mar-87	Eis			
17-Mar-87	Eis			
19-Mar-87	WSW 5	-0,94	3,78	

Datum	Windricht. Windstärke	Station 1 Differenz Ciliatenzahl N / g Tg	Station 2 Differenz Ciliatenzahl N / g Tg	
01-Apr-87	SO 3	0,67	-7,87	
14-Apr-87	U 3	11,92	14,83	
21-Apr-87	W 4	-5,48	-17,92	
24-Apr-87	WSW 3	3,72	34,29	
28-Apr-87	SSO 2	15,41	-10	
04-May-87	N 7-8			
12-May-87	W 6	5,46	23,47	
20-May-87	WNW 7	-2,53	32,58	A Z
27-May-87	W 4	-12,89	-66,95	
10-Jun-87	SW 3-4	2,31	24,73	
24-Jun-87	W 3-4	8,05	-26,65	
15-Jul-87	SO 5	-8,78	6,98	
20-Aug-87	W 3-4	4,61	-7,26	
07-Sep-87	SSW 8	23,28	1,53	Z Z
06-Oct-87	U 5-6	-16,2	26,14	
08-Oct-87	U 8-9			
27-Oct-87	W 8			
16-Nov-87	SSW 7	-13,72	-25,88	A A
25-Nov-87	W 7			
13-Jan-88	SO 5-6	-11,65	6,06	
25-Jan-88	W 6-8			
08-Feb-88	SW 9			
17-Feb-88	WSW 8			
02-Mar-88	NW 4-5	0,5	-11,91	
29-Mar-88	SO 6	-2,68	-3,84	
06-Apr-88	NO 3-5	11,27	5,56	
18-Apr-88	SW 3-4	-0,4	-1,73	
02-May-88	SSO 4	-1,26	1,22	
06-Jul-88	WSW 3-5	-0,54	-0,98	
04-Aug-88	SW 4-6	7,9	-1,79	
09-Sep-88	SO 3-5	-3,57	10,47	

N,S,O,W: Windrichtungen

U: umlaufende Winde

Rechts neben der Tab. 18) ist bei Sturmereignissen (≥ 7 Beaufort) vermerkt, ob eine Abnahme (A) oder Zunahme (Z) bezüglich der Ciliatenabundanz an der jeweiligen Station erfolgte.

In der Tab. 18) wird die Veränderung der Ciliatenzahl angegeben, d.h. es wurde von Probennahmetag zu Probennahmetag der Differenzwert der Ciliatenabundanzen gebildet. Aus dieser Tabelle läßt sich ersehen, daß weder bei bestimmten Windstärken noch bei bestimmten Windrichtungen generelle Veränderungen in der Ciliatenzahl sichtbar wurden. Selbst bei kurzfristig auftretenden Sturmereignissen war mal eine Abnahme, und mal eine Zunahme in der Ciliatenabundanz feststellbar. Zu diesen Aussagen muß jedoch angemerkt werden, daß

neben der Windstärke auch die Dauer der Einwirkung der Seewetterlage bedeutsam ist. Nur wenn hohe Windstärken aus bestimmten Richtungen lang genug andauern, ist mit Transportvorgängen von Sediment am Meeresboden zu rechnen. Längere Sturmperioden traten am Standort im September 1986 und Mai 1987 sowie im Oktober 1987 und im Februar 1988 auf. Auch hier kann keine eindeutige Aussage bezüglich der Veränderungen in der Ciliatenabundanz erfolgen. Nach Boynton (1986) beeinflusst die Strömungsgeschwindigkeit des Kontaktwassers über dem Sediment die Tiefe des Vorkommens benthischer Ciliatengemeinschaften. Inwieweit ein ähnlicher Zusammenhang für die Ciliaten am Standort zutrifft, läßt sich nicht sagen, da keine Tiefenzonierung der Ciliaten im Sediment erfolgte.

Zusätzlich wird in Tab. 18) das Auftreten von Eisbedeckung am Probenort vermerkt. Die beobachteten Eisperioden fielen mit den Minima in der Ciliatenzahl 1986 und 1987 zusammen. Allerdings war auch im Februar/März 1988, ohne daß eine Eisbedeckung auftrat, ein Minimum - wenn auch nicht ganz so niedrig wie in den Wintern davor - in der Ciliatenabundanz zu verzeichnen. Das Ergebnis macht deutlich, daß im Winter die Eisbedeckung den Rückgang der Ciliaten verstärkt, aber nicht allein verursacht. Die Ursache der geringen Ciliatenzahl ist zu diesem Zeitpunkt wahrscheinlich in den niedrigen Temperaturen zu sehen, die stark verlängerte Generationszeiten (s. 4.3) bewirken.

Zusammenfassend ist festzuhalten, daß Sedimentverwirbelungen und Verfrachtungen - verursacht durch Wasserbewegungen, die von hohen Windstärken induziert werden - die Ciliatenabundanz nur ganz kurzfristig erniedrigen können. Infolge ihrer sehr kurzen Generationszeiten gleichen Ciliaten etwaige Verluste rasch wieder aus. Perioden der Eisbedeckung am Standort verstärken dagegen die durch niedrige Temperaturen bedingte, langsamere Neubildung von Ciliaten. Im Winter können auftretende Verluste nicht mehr so schnell wie sonst ersetzt werden.

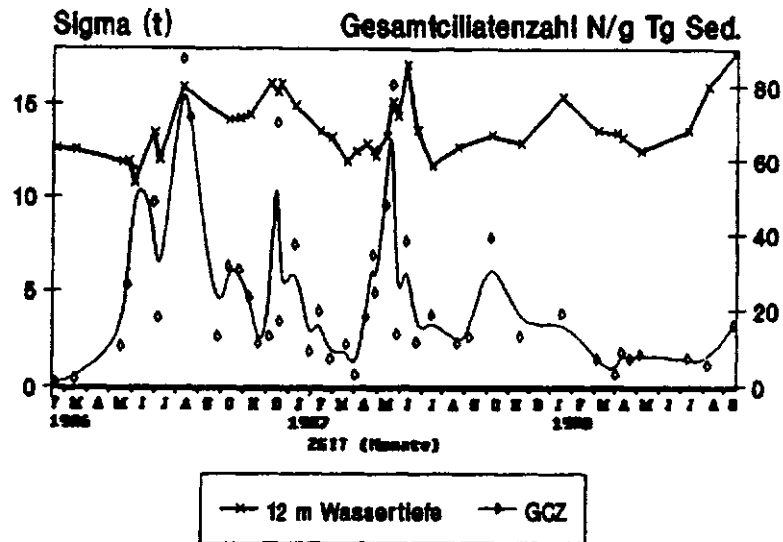
4.5.3 Der Effekt von Dichteänderungen innerhalb der Wassersäule

Atmosphärische Veränderungen bewirken u.a. Wasserbewegungen, die sowohl die Dichteschichtung in der Wassersäule und damit verbunden die Austauschprozesse mit dem Porenwasser verändern können, als auch das Redoxpotential im Sediment zu beeinflussen vermögen. Damit wirkt die Wasserbewegung nicht allein direkt durch Umlagerung und Verdriftung von Sediment auf die Ciliatenfauna, sondern ebenso indirekt über die Veränderung des osmotischen Wertes, der Nährsalzkonzentration und des Sauerstoffgehalts im Porenwasser. Nach Scheer (1969) besitzen nur wenige marine Protozoen kontraktile Vakuolen zur Regulation ihres Wasserhaushaltes. Sie wären somit einer Änderung der osmotischen Verhältnisse durch den Einstrom vom Wasser mit einem hohen osmotischen Wert, verursacht etwa durch höhere Salzgehalte, besonders stark ausgesetzt (Fortner 1925, Frisch 1940). Jedoch zeigen nach Ax und Ax (1960) gerade Ciliatenpopulationen aus Brackwassergebieten eine "sehr hohe Resistenz gegenüber Erhöhungen und Erniedrigungen des Salzgehalts". Bei einem Fehlen der kontraktilen Vakuole dürften diese Einzeller ihren osmotischen Wert, z.B. über gespeicherte Zellinhaltsstoffe (vgl. Dogiel 1965), regulieren können.

Ob bei den benthischen Ciliaten in der Abundanz oder Biomasse Einflüsse von der Dichteänderung der Wassersäule sichtbar werden, sollen die Abb. 21) und 22) darlegen. Es werden hier allein Daten der 12 m Station dargestellt, da dort eine höhere Zahl von Temperatur- und Salzgehaltsmessungen erfolgte, als bei Station 1. Aufgrund der Tatsache, daß beide Stationen dicht benachbart liegen, ist aber auch bei 10 m mit analogen Verhältnissen zu rechnen.

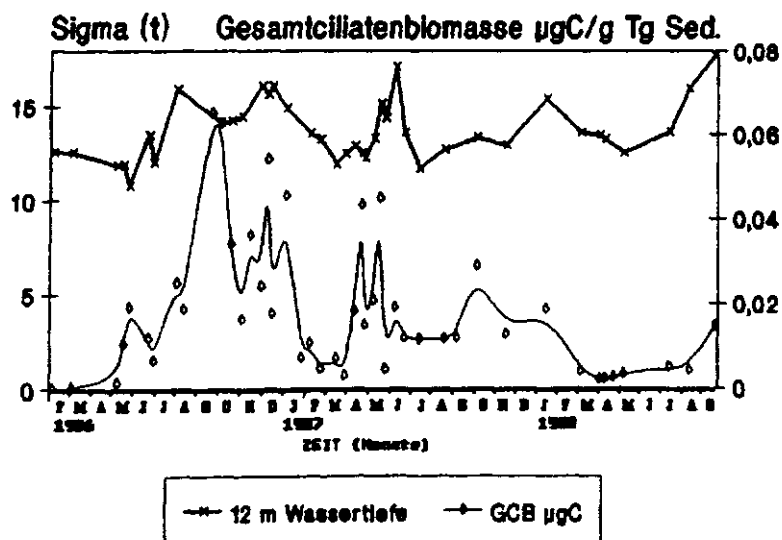
Die Meßdaten wurden über die gesamte Wassersäule gewonnen. Diese erwies sich nahezu an jedem Zeitpunkt als durchmischt. Für die Organismen im Sediment sind nur die Dichteverhältnisse im Wasser unmittelbar über dem Sediment von Bedeutung. Daher wird in den Abb. 21) und 22) allein die zeitliche Änderung der Dichte in 12 m Wassertiefe zusammen mit den Veränderungen in der Ciliatenzahl und Biomasse gezeigt.

Einfluß der Dichteänderung in der
Wassersäule auf die Ciliatenzahl
im Sediment vs Zeit



Mittelwerte Ciliaten (n=9)

Einfluß der Dichteänderung in der
Wassersäule auf die Ciliatenbiomasse
im Sediment vs Zeit



Mittelwerte Ciliaten (n=9)

Abb. 21) und 22) Zeitliche Änderung der Dichte in 12 m Wassertiefe und ihr Einfluß auf die Ciliatenzahl (GCZ, oben) und Biomasse (GCB, unten). Für die Ciliatendaten wurde die Ausgleichskurve gezeichnet.

Direkt über dem Sediment war salzreicherer und oft auch kälteres Wasser als an der Oberfläche anzutreffen. Ein deutlicher Einfluß bezüglich der Veränderungen bei den Ciliaten ist in beiden Abbildungen nicht auszumachen. So ist für die Ciliatenzahl (Abb. 21) eine positive Korrelation mit der Dichte im August 1986, Dezember 1986, Mai 1987 und Oktober 1987 festzustellen. Es tritt aber auch ein negatives Zusammenwirken im Juni 1986 und Oktober 1986 auf. Daß eine höhere Dichte zu einer mengenmäßigen Zunahme der Ciliaten führen kann, ist unwahrscheinlich. Eher könnten höhere Salzgehalte im Volumen verkleinerte Ciliatenzellen, infolge des Wasserverlustes, bewirken. Da in dieser Arbeit die Biomasse der Ciliaten über ihr Volumen berechnet wurde, müßte eher in Abb. 22) ein Zusammenhang sichtbar werden. Auch in Abb. 22) scheinen jedoch hohe Werte der Ciliatenbiomasse mit Spitzen in der Dichte zusammenzufallen. Als Ausnahmen sind wieder der Juni 1986 und Oktober 1986 festzuhalten. Veränderungen in der Dichte des Kontaktwassers direkt über dem Sediment werden demnach die Ciliatenpopulationen - wenn überhaupt - nur indirekt beeinflussen.

4.5.4 Die Beschaffenheit des Porenraumes sowie die Wirkungen von sedimentierten "Phytoplanktonblüten" und des Gehaltes an Kohlenstoff

Bei beiden Stationen war für die Ciliaten ein ausreichender Porenraum vorhanden. Das unterstreicht die Konstanz des Vorkommens von Ciliaten während des Untersuchungszeitraums. Es zeigte sich, daß das Sediment bei 12 m Wassertiefe feinkörniger zusammengesetzt ist als bei 10 m. Beide Stationen unterscheiden sich nicht so sehr in bezug auf ihren Wassergehalt (s. Tab.1) in Kapitel 3.2.2), als vielmehr in der Packungsdichte des Sediments. Die sich auf dieselbe Sedimentgrundfläche beziehende Penetrationsdauer für 100 ml Seewasser beträgt umgerechnet auf einen cm^3 Sediment der 10 m Station $17,5 \pm 5,3 \text{ sec}$ ($n=14$), bei Station 2 dagegen $104,3 \pm 43,4 \text{ sec}$ ($n=15$). Damit unterscheidet sich die 12 m Station um das 6-fache in der Dauer der Penetrationszeit von der bei der 10 m Station. Und das, obwohl der Wassergehalt bei beiden Stationen mit 19 % bzw. 20 % nahezu gleich ist.

Eine Erklärung für die längere Penetrationszeit bei Sediment der Station 2 könnte in dem dort vorliegenden, feineren Sediment begründet sein. Es wäre möglich, daß dort aufgrund der größeren Partikeloberfläche das vorbeifließende Wasser längere Zeit gebunden wird als im gröberen Sand bei 10 Metern. Außerdem könnte der Porenraum im Sediment bei 12 m Wassertiefe enger sein als derjenige bei 10 m. Somit würden bei der Station 1 Austauschprozesse im Porenwasser rascher ablaufen (vgl. Pollehne 1981). Diese Tatsache bildet für nicht bioturbate Organismen, wie z.B. benthische Ciliaten, möglicherweise zusätzlich einen wichtigen Parameter.

"Phytoplanktonblüten"

In der westlichen Ostsee treten regelmäßig im Frühjahr und Herbst sogenannte Phytoplanktonblüten auf. Nach ihrer Sedimentation am Meeresboden stimulieren sie die Aktivität aller im Sediment lebenden Organismen - Bakterien, Meio- und Makrofauna (Meyer-Reil & Graf 1986). Ein Zusammenhang zwischen dem sedimentierten Planktonmaterial und den Aktivitäten im Benthos muß allerdings nicht immer gegeben sein. So zeigten Untersuchungen von Czytrich et al. (1986) bei Boknis Eck (westliche Ostsee), daß nicht jede abgesunkene "Planktonblüte" auch genutzt wird. Wenn eine Verwertung des sedimentierten Materials auftritt, so erfolgt diese innerhalb weniger Tage. Ferner wird Material von der Oberfläche sehr rasch in tiefere Sedimentschichten vergraben (Graf 1988). Ein Effekt des sedimentierten Planktons müßte demnach fast zeitgleich auch bei benthischen Ciliaten - aufgrund ihres hohen und rasch aktivierbaren Reaktionspotentials - zu beobachten sein. Es ist in diesem Zusammenhang anzunehmen, daß sich eine Reaktion der Ciliaten besonders stark in ihrer Biomassezunahme und in einem verstärkten Auftreten sich teilender Ciliaten äußern wird. Deshalb wird in Tab. 19) eine Gegenüberstellung der Phytoplanktonblüten und der Änderung in der Ciliatenbiomasse vorgenommen.

Tab. 19) Zusammenhang zwischen dem Auftreten von "Planktonblüten" sowie sich teilender Ciliatenzellen im Sediment mit der Veränderung der Ciliatenbiomasse bei Station 1 und 2.

Datum	Ereignisse im Plankton	Station 1 Differenz Ciliatenbiom. $\mu\text{gC/g Tg}$	Station 2 Differenz Ciliatenbiom. $\mu\text{gC/g Tg}$	
10-Mar-86		0,00043	0,00030	
13-May-86	FB unten	0,00019	0,00094	Z Z
21-May-86	Diatomeen	0,00634	0,00925	
29-May-86		0,00725	0,00860	
26-Jun-86		-0,00009	-0,00748	
02-Jul-86		-0,00902	-0,00516	
05-Aug-86		0,01042	0,01831	
14-Aug-86	HB Beginn	-0,00201	-0,00632	
04-Sep-86	HB Maximum			
23-Sep-86	Dinoflagel.	0,05608	0,04648	
07-Oct-86		-0,01627	-0,00236	
22-Oct-86		-0,02161	-0,02854	
05-Nov-86	HB unten	-0,01051	-0,01786	A A
18-Nov-86		0,01785	0,01996	
03-Dec-86		0,02548	-0,01219	
12-Dec-86		-0,04309	0,03020	
17-Dec-86		0,00074	-0,03663	
07-Jan-87		0,00256	0,02796	
14-Jan-87	FB Beginn			
27-Jan-87	Mikropl.	-0,01511	-0,03843	
10-Feb-87		-0,00320	0,00335	
25-Feb-87		-0,00247	-0,00597	
05-Mar-87	FB Maximum			
19-Mar-87		0,00094	0,00233	

Datum	Ereignisse im Plankton /////	Station 1 Differenz Ciliatenbiom. $\mu\text{gC/g Tg}$	Station 2 Differenz Ciliatenbiom. $\mu\text{gC/g Tg}$	
01-Apr-87	FB unten	-0,00293	-0,00401	A A
14-Apr-87	Diatomeen	0,01354	0,01537	
21-Apr-87	Mikropl.	-0,00021	-0,01822	
24-Apr-87		0,00647	0,04334	
28-Apr-87		0,01510	-0,02855	
12-May-87	Teilz.	-0,01840	0,00585	
20-May-87	Teilz.	-0,00422	0,02419	
27-May-87	Teilz.	0,00271	-0,04055	
10-Jun-87	Teilz.	0,00639	0,01472	
24-Jun-87	Teilz.	-0,00549	-0,00732	
15-Jul-87	Nanopl.	-0,01125	-0,00030	
20-Aug-87		0,00899	0,00030	
07-Sep-87	Teilz.	0,02801	0,00014	
06-Oct-87	HB ?	-0,00966	0,01714	A Z
08-Oct-87	Teilz.			
16-Nov-87	Mikropl.	-0,01604	-0,01637	
25-Nov-87	Teilz.			
13-Jan-88	Teilz.	-0,00992	0,00615	
02-Mar-88	Teilz.	-0,00077	-0,01484	
29-Mar-88	Teilz.	-0,00169	-0,00177	
06-Apr-88	FB ?	0,00564	-0,00003	Z A
18-Apr-88	Teilz.	0,00093	0,00031	
02-May-88	Teilz.	-0,00252	0,00086	
06-Jul-88	Teilz.	0,00511	0,00162	
04-Aug-88	Teilz.	0,00607	-0,00087	
09-Sep-88	Teilz.	0,00387	0,01053	

FB: Frühlingsblüte

HB: Herbstblüte

FB unten: sedimentierte Frühlingsblüte. Die Sedimentation wurde aus einer drastischen Abnahme des Chlorophyllgehaltes in der Wassersäule bei Gabelsflach (17 m) geschlossen.

Dinoflagel.: Dinoflagellaten

Mikropl.: vorherrschende Größenfraktion im Plankton: Mikroplankton

Nanopl.: vorherrschende Größenfraktion im Plankton: Nanoplankton

Alle vorstehenden Angaben in Tab. 19) zum Plankton beruhen auf Aussagen von Sommer (pers. Mitt.).

Teilz.: Beobachtung sich teilender Sedimentciliaten (ab Mai 1987 notiert)

HB ?, FB ? : vermutetes Auftreten der Herbst- bzw. Frühlingsblüte im Pelagial

Rechts neben der Tabelle ist zum Zeitpunkt der Sedimentation der "Blüten" vermerkt, ob eine Zunahme (Z) oder Abnahme (A) in der Ciliatenbiomasse an der jeweiligen Station erfolgte. Auch in dieser Tabelle wurde wieder die Änderung der Ciliaten, diesmal in μg Kohlenstoff Ciliatenbiomasse, angegeben. Es handelt sich also um Differenzwerte der Ciliatenbiomasse zwischen den Probennahmetagen.

Aus Tab. 19) läßt sich kein generell gültiger Zusammenhang zwischen sedimentiertem Planktonmaterial und Veränderungen in der Ciliatenabundanz ablesen; mal tritt eine Zunahme, mal eine Abnahme auf. Auch jahreszeitlich getrennt betrachtet ergab sich keine eindeutige Aussage. So war zusammen mit der Sedimentation der Frühljahrsblüte 1986 eine Zunahme der Ciliatenbiomasse an beiden Stationen zu verzeichnen, 1987 dagegen eine Abnahme. Im Herbst 1987 und im Frühjahr 1988 reagierten beide Stationen unterschiedlich in der Veränderung bezüglich der Ciliatenbiomasse. Jedoch lagen hier für die Festlegung der Zeitpunkte des Auftretens der "Planktonblüten" keine genauen Erkenntnisse vor.

Ein Vorkommen sich in Teilung befindlicher Ciliatenzellen (Teilz.) war bei Station 1 und 2 ebensooft mit einer Zunahme wie auch mit einer Abnahme der Ciliatenbiomasse verbunden. Teilungsstadien ließen sich bei den Ciliaten das gesamte Jahr über finden. Ein jahreszeitlicher Schwerpunkt von gehäuft vorkommenden, sich teilenden Zellen war nur für Station 1, im April 1988, festzustellen (s. Tabellenanhang A, Spalte: Teilz.). Die Absolutwerte der sich teilenden Ciliaten lagen immer unter einem Ciliat/g Tg. Sie waren somit sehr gering. Das beweist, daß die Ciliatenpopulationen in ihrem Teilungsrhythmus nicht synchronisiert sind. Der Prozentsatz sich teilender Ciliaten machte von der Gesamtciliatenzahl im Mittel ca. 1 % ($n=38$) aus. Der Schwankungsbereich lag zwischen 0 % und 5 %. Die höheren Werte waren zu Jahresbeginn zu verzeichnen. Insgesamt gesehen ist mit einer kontinuierlichen Vermehrung und damit verbunden mit einem kontinuierlichen Austausch genetischen Materials bei benthischen Ciliaten das gesamte Jahr über zu rechnen. Sherr und Sherr (1983 b) fanden bei ästuarinen sowie

pelagischen, heterotrophen Mikroflagellaten zwischen 2 % und 5 % der Individuen in Teilung. Der für das Gabelsflach gefundene geringe Wert von 1 % mag im ersten Moment im Widerspruch zu den in Kapitel 4.3 errechneten Generationszeiten stehen. Jedoch handelte es sich hier um den Jahresdurchschnittswert für die gesamte Ciliatengemeinschaft. Vergleicht man diese Prozentangaben mit den für Bakterien bestimmten Werten von sich teilenden Zellen (FDC-Zahl), so zeigen sich Parallelen. So gibt Virtanen (1985) für Bakterioplankton einen durchschnittlichen FDC-Wert mit 1,6 % der Gesamtbakterienzahl an. Ob jedoch mit der Auszählung der Zahl sich teilender Zellen die Verhältnisse in situ genau genug erfaßt werden, kann bezweifelt werden. Zum einen birgt die Methodik, aufgrund der Zählung nur einer sehr geringen Zahl sich teilender Einzeller, hohe Fehlerquoten. Zum andern kann die Extraktionstechnik negative Effekte, z.B. den vorzeitigen Abbruch der Teilung, auf die Organismen ausüben. Ferner kann bei einigen Ciliaten (Trachelocercidae) nicht genau zwischen Teilungs- und Konjugationsstadien unterschieden werden, da bei ihnen zusätzlich Längsteilung vorkommen kann. Dieser Umstand erschwert die Aussagefindung.

Über das Auftreten von Teilungs- und Konjugationseignissen bei Ciliatenpopulationen in situ und über die sie bewirkenden Faktoren sowie die Übergänge zwischen beiden Prozessen gibt es z.Zt. keine Klarheit. Festzustehen scheint dabei nur, daß:

- a) die Reproduktionsrate der Ciliaten temperatur- und zellgrößenabhängig ist (Fenchel 1968 b, Finlay 1977 a)
- b) sexuelle Prozesse besonders in Zeiten hoher Populationsdichten auftreten (Bick 1966)
- c) ihre Reproduktionsrate tageszeitlichen Schwankungen unterliegen kann (Heinbokel 1987).

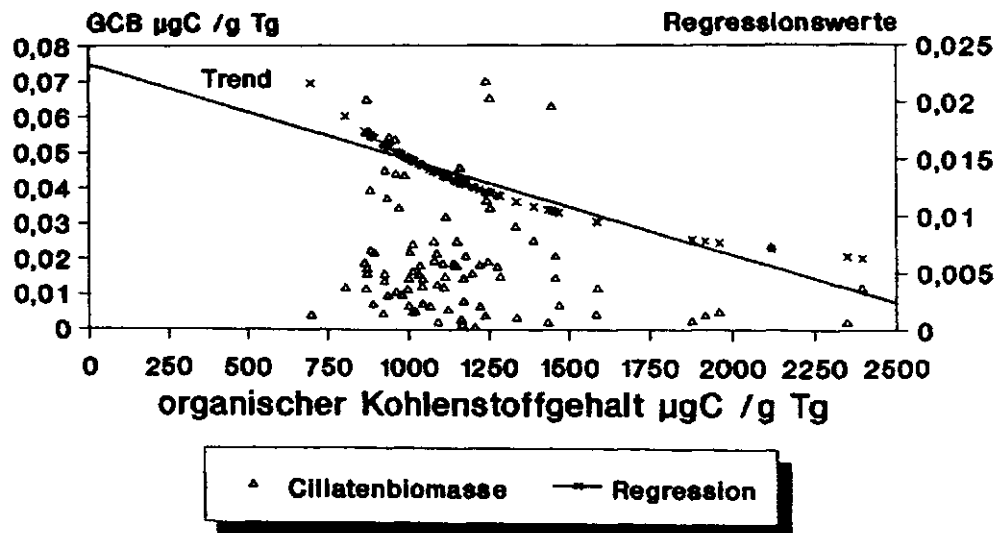
Organischer Kohlenstoffgehalt

Bei der Bestimmung des organischen Kohlenstoffgehaltes im Sediment ergab sich bei Station 1 ein Mittelwert von $1,06 \pm 0,06$ mg Kohlenstoff (C)/g Tg und bei Station 2 von $1,28 \pm 0,12$ mgC. Das Minimum trat bei Station 1 mit 0,7 mgC am 25.2.87, das Maximum mit 2,1 mg C am 10.6.87 auf. Für Station 2 lag das Minimum am 15.7.87 mit 0,8 mgC; die Maxima waren am 26.6.86 und 6.4.88 mit 2,4 mgC zu verzeichnen. Der Kohlenstoffgehalt schwankte somit um den Faktor 3. Insgesamt betrachtet ist der Kohlenstoffgehalt des Sandsediments von Gabelsflach im Tiefenbereich von 10-12 m mit $1,17 \pm 0,07$ mgC /g Tg (n=85) als sehr gering anzusehen. Es ist bei dieser Aussage zu beachten, daß es sich um Werte für den gesamten Horizont von 0-5 cm Tiefe handelt. Die Bestimmungen sagen ferner nichts über den für Organismen nutzbaren Kohlenstoff aus.

Schlungbaum et al. (1981) ermittelten an Sedimenten der Ostsee Kriterien zur Klassifizierung. Danach kann das Gebiet bei Gabelsflach zu den nährstoffarmen Mineralböden gezählt werden, deren Gehalt an organischer Substanz geringer als 5 % der Trockensubstanz ist. Ein solcher Sedimenttyp wird nach Schlungbaum et al. (1981) weniger stark ständigen Suspensionen unterliegen als Schlickgebiete in vergleichbarer Lage. Es könnte jedoch der geringe Anteil an feinem Material auf eine häufige "Durchspülung" des Sediments am Standort hindeuten, da sich kein feines Material festsetzen kann.

Um eine Aussage bezüglich der benthischen Ciliaten zu erhalten, ist zu fragen, ob ein Zusammenhang mit der Höhe des Kohlenstoffgehaltes im Sediment besteht. Da organischer Kohlenstoff die Nahrungsgrundlage der Organismen bildet, wird in Abb. 23) eine Gegenüberstellung von Ciliatenbiomasse und Kohlenstoffmenge vorgenommen.

Zusammenhang zwischen dem Gehalt an organischem Kohlenstoff und der Ciliatenbiomasse im Sediment



Stationen 1 und 2; Datenpunkte aus
Mittelwerten

Abb. 23) Gegenüberstellung des Kohlenstoffgehaltes sowie der Biomassedaten der Ciliatengemeinschaft (GCB). Projektion der Werte für beide Stationen. Zur Verdeutlichung des Zusammenhanges ist die Regression eingezeichnet (Trendkurve. X: organischer Kohlenstoff, Y: Ciliatenbiomasse Formel: $Y = - 0,0000075 \times X + 0,0225$)

Aus der Abb. 23) geht hervor, daß das Gros der Biomassedaten (0,005 - 0,04 µgCC / g Tg) bei einem Kohlenstoffgehalt zwischen 0,8 und 1,3mgC / g Tg anzutreffen ist. Bemerkenswerterweise nimmt die Gesamtbiomasse der Ciliatenpopulation mit zunehmender Kohlenstoffmenge ab. Sie zeigt eine negative Korrelation, was durch den Verlauf der Regression in Abb. 23) verdeutlicht wird. Ein solcher Zusammenhang mag zunächst verwundern, zumal von anderen Standorten ein positiver Einfluß bei einer Erhöhung des Eintrags von Kohlenstoff auf die Ciliaten bekannt ist. Er resultiert wahrscheinlich aus den dann für alle Organismen insgesamt verbesserten Ernährungsmöglichkeiten. So fanden Wyatt und Pearson (1981) die höchste Ciliatenzahl mit der größten Diversität in Sedimenten der Westküste Schottlands, die stark mit organischen Stoffen verschmutzt waren. Campbell und Patterson (1980) konnten bei

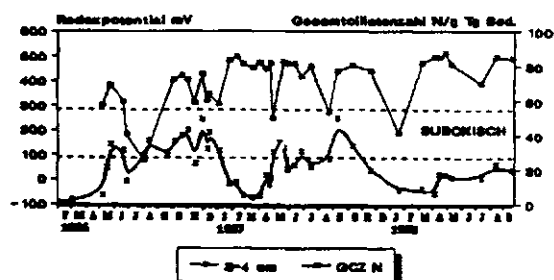
Tankversuchen mit pelagischen Protozoen, in stark organisch verschmutzten Systemen, hohe Abundanzen aber mit nur geringer Artenzahl feststellen. Ähnliche Verhältnisse sind auch bei der Abwasserreinigung zu finden. Die letztgenannten Untersuchungen erfolgten jedoch unter ausreichender Belüftung der Systeme und bei Verwendung von organischen Stoffen, die bakteriell leicht angreifbar waren. Eine Erklärung für den im Sandsediment bei Gabelsflach vorgefundenen Zusammenhang der Abnahme der Ciliatenbiomasse mit zunehmendem Kohlenstoffgehalt könnte z.T. im Vorhandensein von Kohlenstoffverbindungen zu sehen sein, die für Mikroorganismen nur schwer verwertbar sind, wie etwa Huminstoffe, Chitin oder Cellulose. So gibt Nedwell (1987) den verwertbaren Anteil am gesamt vorhandenen organischen Kohlenstoff im Sediment mit 0,5-1 % an. Außerdem kann die geringe Ciliatenzahl durch eine allmähliche Verstopfung des Porenraums mit kleinsten Partikeln verursacht werden (vgl. Scharf 1979). Ferner scheint eine hohe Belastung mit organischem Material indirekt über die sich stark vermehrenden Bakterien eine letztlich negative Auswirkung auf Ciliatenpopulationen zu haben. Eigene Experimente mit benthischen Ciliatengemeinschaften führten nach Zugabe einer großen Menge von sich in der logarithmischen Wachstumsphase befindlichen Bakterien rasch zu einem Absterben der Ciliaten. Dies kann auf der sehr schnellen Abnahme des O_2 -Gehaltes sowie auf der Anreicherung von toxischen Stoffwechselendprodukten der Bakterien im Umgebungswasser beruhen (vgl. Scharf 1979).

Zusammenfassend läßt sich festhalten, daß das Vorkommen der benthischen Ciliaten grundsätzlich durch die Beschaffenheit des Porenraumes des Sediments beeinflusst wird. Dieser ist primär durch die Korngröße der Sedimentpartikel festgelegt. Er kann jedoch durch sedimentierendes Material beeinträchtigt werden. Dieses Material kann ferner, falls ein bakterieller Abbau stattfindet, indirekt das Umgebungsmilieu für die Ciliaten beeinflussen. Ein für Ciliaten günstiger Kohlenstoffgehalt war am Standort bei ca. 1 mg C/g Tg gegeben. Die durchschnittliche Biomasse der Ciliaten macht im Sediment 0,002 % des Gesamtkohlenstoffs aus und ist damit verschwindend gering. Die Bakterienbiomasse stellt dagegen etwa 1 %.

4.5.5 Die Auswirkung der Redoxverhältnisse

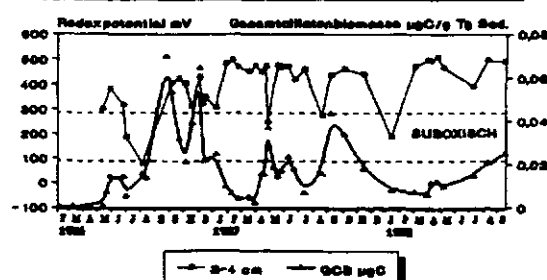
Den Redoxverhältnissen im Sediment wird von mehreren Autoren ein ganz entscheidender Einfluß auf Ciliaten beigemessen. So ist nach Fenchel und Jansson (1966) die Besiedlung von Ciliatenarten im Sediment mit dem Redoxpotential, speziell mit dem Grenzbereich zwischen oxischer und anoxischer Zone - dem "redox discontinuity layer" (RDL) - korreliert. Nach Fenchel (1969) wird das Vorkommen benthischer Ciliaten durch ihre O₂-Bedürfnisse, ihre Toleranz gegenüber reduzierten, giftigen Verbindungen und ihren Nahrungsanforderungen bestimmt. Nach Fenchel und Finlay (1984) reagiert der Ciliat *Loxodes* geotaktisch sensitiv auf den Druck des gelösten Sauerstoffs. Das ermöglicht diesem Organismus eine Orientierung und gerichtete Fortbewegungsweise. Wanderungen von Süßwasserciliaten, die an eine jahreszeitliche Verschiebung des "redox discontinuity layer" gebunden waren, stellten Finlay (1977 b) und Bark (1981, 1983) fest. Hartwig (1973 b) fand, daß mit abnehmendem O₂-Gehalt und einer damit verbundenen Zunahme der reduzierenden Bedingungen eine Verarmung der Ciliatenfauna, speziell in der Vertikalen eintrat. Außerdem wies er nach, daß verschiedene Verteilungsmuster des interstitiellen Ciliaten *Diophrys scutum* im Sand durch den saisonal vertikal-fluktuierenden RDL verursacht wurden (Hartwig 1982). Jedoch dürfte das Vorkommen von Sauerstoff für das Vorhandensein interstitieller Ciliaten nicht allein ausschlaggebend sein. So ist nach der Entdeckung des ersten Ciliaten, der zur symbiontenfreien Nitratatmung fähig ist - *Loxodes* (Finlay et al. 1983) - das Vorkommen noch weiterer Atmungswege als der über Sauerstoff bei Protozoen wahrscheinlich. Um zu prüfen, ob am Standort Zusammenhänge zwischen dem Redoxpotential und den Ciliaten sichtbar werden, wurden Meßergebnisse dieser Parameter einander gegenübergestellt (Abb. 24). Dabei sind von allen pro Stechrohr gemessenen 7 Sedimenthorizonten beispielhaft nur die Meßwerte des 3-4 cm Bereichs dargestellt. Die Meßergebnisse der übrigen Sedimentschichten zeigten einen analogen Kurvenverlauf. Bei der Interpretation dieser Darstellung ist zu beachten, daß die Ciliatendaten Mittelwerte für die gesamte Sedimentschicht von 0-5 cm Tiefe umfassen. Sie gelten nicht allein für die gezeigten 3-4 cm.

Einfluß des Redoxpotentials auf die Ciliatenzahl im Sediment vs Zeit



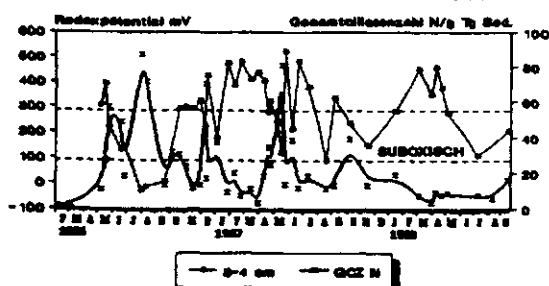
Mittelwerte; Station 1

Einfluß des Redoxpotentials auf die Ciliatenbiomasse im Sediment vs Zeit



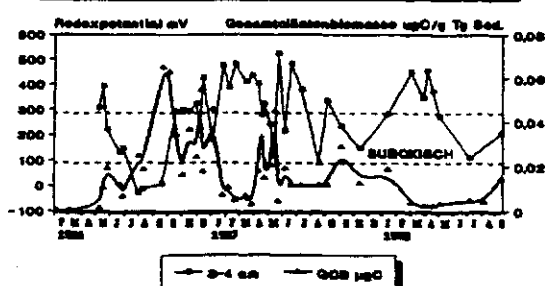
Mittelwerte; Station 1

Einfluß des Redoxpotentials auf die Ciliatenzahl im Sediment vs Zeit



Mittelwerte; Station 2

Einfluß des Redoxpotentials auf die Ciliatenbiomasse im Sediment vs Zeit



Mittelwerte; Station 2

Abb. 24) Zusammenstellung der zeitlichen Änderung des Redoxpotentials und der Ciliatenzahl (GCZ) bzw. der Ciliatenbiomasse (GCB) im Sediment für Station 1 (obere Reihe) und für Station 2 (untere Reihe). In beiden Fällen ist kein eindeutiger Zusammenhang erkennbar. Der suboxische Redoxbereich ist zwischen den gestrichelt gezeichneten Linien gelegen. Für die Ciliatendaten wurde die Ausgleichskurve gezeichnet.

An der 10 m Station fällt der Redoxwert des 3-4 cm Horizonts während des Untersuchungszeitraums nur 3-mal bis in den suboxischen Bereich, ($< 300 > 100$ mV) und zwar Anfang Mai 1987 und Ende August 1987 sowie im Januar/Februar 1988. Einmal, im August 1986, ist sogar ein deutliches Absinken des Redoxpotentials bis unter 100 mV, dem Grenzwert zwischen sub- und anoxisch, festzustellen. Sonst herrschen im Sediment bei Station 1 eindeutig oxische Verhältnisse vor. Ein klarer Zusammenhang zu der Zahl oder der Biomasse der Ciliaten ist nicht festzustellen. Höchstens könnten auf niedrige Redoxwerte um Wochen zeitversetzte Spitzen bei den Ciliaten folgen.

Bei der 12 m Station ist das Redoxpotential häufiger in den sub-oxischen Wertebereich verschoben. Peaks des Redoxpotentials reichen jedesmal im August bis in den anoxischen Bereich hinein. Das Gros der Daten liegt jedoch - wie auch bei Station 1 - bei oxischen Werten über 300 Millivolt. Das würde für eine positive Auswirkung hoher Redoxwerte auf die Ciliaten sprechen. 1986 ist bei Station 2 eine lang andauernde, anoxische Phase von August bis Oktober festzustellen. Es wird dabei aber kein negativer Effekt auf die Ciliatenpopulationen sichtbar, weder bezüglich der Zahl noch bezüglich der Biomasse. Im Gegenteil, es ist eher ein gegenläufiger Kurvenverlauf abzulesen; geringe Ciliatenwerte fallen mit hohen Redoxwerten zusammen und umgekehrt. Ausnahmen bilden diesbezüglich der Sommer 1987 und der Herbst 1987. Dort verläuft der Kurvenverlauf gleichsinnig.

Da hinsichtlich der gesamten Ciliatenpopulation keine eindeutige Aussage in bezug auf die Wirkung der Redoxverhältnisse zu machen ist, soll im folgenden versucht werden, ob dies auf Artebene für den Ciliaten Kentrophorus fasciolatum möglich ist. Diese Ciliatenart trägt ekto-symbiotische - wahrscheinlich schwefeloxidierende - Bakterien, möglicherweise der Gattung *Caulobacter* (Faure-Fremiet 1950). Somit müßte sie sich bevorzugt im Grenzbereich zwischen oxischem und anoxischem Milieu aufhalten, da die schwefeloxidierenden Bakterien sowohl O_2 als auch H_2S benötigen. In den Abb. 25) und 26) sind die zeitlichen Veränderungen des Redoxpotentials und der *Kentrophorus*-Abundanz und Biomasse bei Station 1 und 2 gezeigt. Auch an dieser Stelle wird auf die Darstellung aller Redoxmeßwerte verzichtet. Es sind exemplarisch die Daten der Sedimentschicht in 4-5 cm Tiefe eingezeichnet. Die Kurven der übrigen Redox-Meßdaten zeigten einen analogen Verlauf.



Abb. 25) und 26) Zeitliche Änderung des Redoxpotentials und der Abundanz des Ciliaten Kentrophorus (Station 1, obere Abbildung; Station 2 untere Abbildung). Es läßt sich der vermutete Zusammenhang zwischen niedrigen Redox- und hohen Ciliaten-Werten nicht ablesen. Der suboxische Bereich ist von den beiden durchgezogen gezeichneten Linien begrenzt. Für die Ciliatendaten wurde die Ausgleichskurve gezeichnet.

Es fällt auf, daß bei der Station 1 die Maxima der Kentrophorus-Zahl nicht wie vermutet mit niedrigen Redoxwerten, die im sub- bis anoxischen Wertebereich liegen, zusammenfallen. Bei Station 2 könnte ein solcher, zeitgleicher Zusammenhang nur für den August 1986, während der lang andauernden anoxischen Phase gegeben sein. Es zeigt sich, daß die Kentrophorus-Zahlen an beiden Stationen von März bis Juni, sowohl im Jahre 1987 als auch 1988, auf Null zurückgehen. Diese Beobachtung muß jedoch nicht zwingend mit dem Redoxpotential in Zusammenhang stehen, da die Abundanzwerte für diesen Ciliaten extrapoliert über den 0-5 cm Horizont ermittelt wurden und die Werte nie einen Ciliaten/g Tg überschritten. Außerdem wurde für die Redoxmessungen nur 1 Stechrohr verwendet, und die Messungen mußten in Zentimeterschritten erfolgen, was für die Erfassung von Zusammenhängen zu diesen Organismen wahrscheinlich zu grob ist. Hinzu kommt die Meßungenauigkeit von mindestens ± 50 mV (s. 3.2.1). Ob das Vorkommen dieses Ciliaten vielleicht an tiefere Sedimentschichten mit dauerhafteren sub- bis anoxischen Bedingungen gebunden ist (Fenchel 1969), kann hier nicht geklärt werden. Die Untersuchungen bei Gabelsflach beschränkten sich auf die obere Sedimentschicht von 0-5 cm Tiefe.

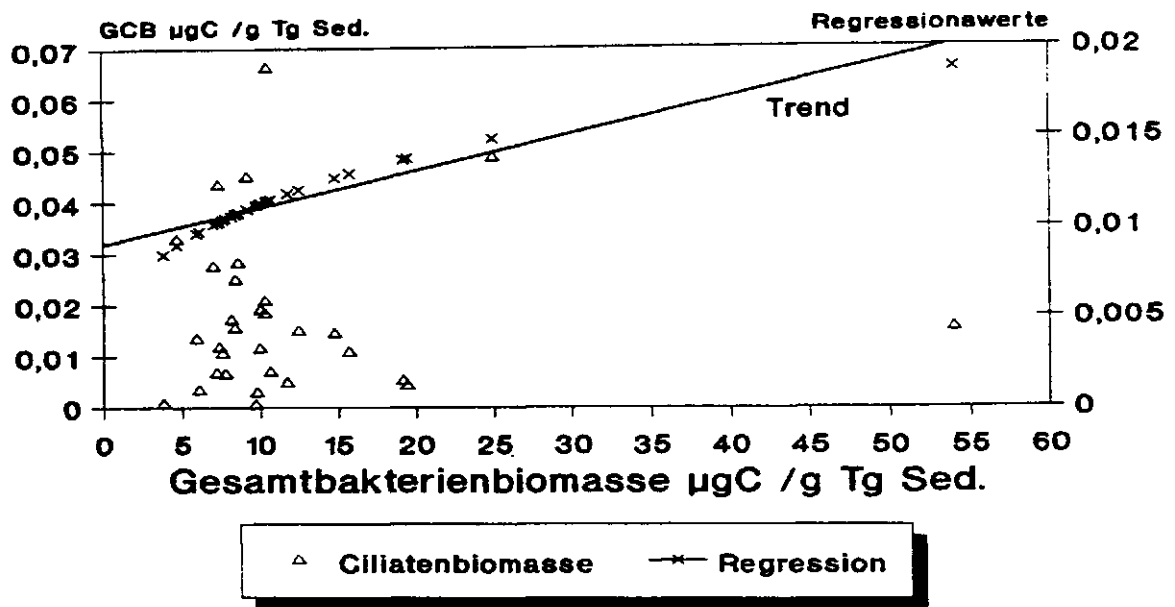
Die ursprünglich während der Untersuchungen mitverfolgte Absicht, bestimmte Ciliatenarten als Indikatororganismen etwa für Redoxzustände im Sediment - z.B. anoxische Bedingungen - heranziehen zu können, ließ sich nicht verwirklichen. Im Süßwasser ist dagegen das sogenannte Saprobiensystem eng mit dem Vorkommen bestimmter Ciliatengemeinschaften verbunden (Curds & Cockburn 1970 b, Fjerdingstad 1971, vgl. Bernerth 1982). Ob ein solcher Zusammenhang nicht trotz allem existiert, ist aber nicht mit letzter Sicherheit auszuschließen. So kommt zu der oben genannten Problematik der Redoxmessung noch die Unsicherheit bezüglich der nicht vollständig geklärten Ernährungsbiologie des Ciliaten Kentrophorus fasciatus (s. Fenchel 1969) hinzu. Es bleibt in diesem Zusammenhang zu konstatieren, daß Ciliaten im marinen Bereich als "Indikatorarten" nicht verwendbar sind. Dies mag vor allem im Salzgehalt begründet sein (Bick 1968).

4.6 Der Zusammenhang zwischen der Bakterien-Abundanz und
Biomasse und den Sedimentciliaten in situ

Aussagen über den in situ bestehenden Zusammenhang zwischen Bakterien und Ciliaten zu treffen sowie über die Interaktionen zwischen ihren einzelnen Gruppen ist schwierig. Das resultiert daher, daß beide Komponenten im Ökosystem von einer Vielzahl miteinander verflochtenen abiotischen und biotischen Faktoren beeinflusst werden. Trotzdem kann an dieser Stelle geprüft werden, ob sich Veränderungen in der Gruppe der Ciliaten auf die Gruppe der Bakterien auswirken können. Dabei wurden die Bakterien immer weiter bezüglich der Zusammensetzung nach ihrer Länge- bzw. Biomasse aufgegliedert, um festzustellen, ob durch die Ciliaten etwa nur einzelne Gruppen der Bakterien beeinflusst werden. Zunächst soll der Gesamtzusammenhang von Bakterien- und Ciliatenbiomasse geprüft werden.

Über den Untersuchungszeitraum gemittelt scheinen die Gesamtbakterienbiomasse und die Gesamtciliatenbiomasse ein etwa konstantes Verhältnis von 500 : 1 aufzuweisen (vgl. Kapitel 4.2 und 4.4). Eine Gegenüberstellung der entsprechenden Meßwerte der Biomassen zeigt in einer Daten-Projektion Abb. 27). Es ist ein leichter Trend der zunehmenden Ciliatenbiomasse mit steigender Bakterienbiomasse abzulesen.

Zusammenhang zwischen Gesamtbakterien- und Gesamtciliaten-Biomasse



Stationen 1 und 2; Datenpunkte aus
Mittelwerten

Abb. 27) Gegenüberstellung der Ciliatenbiomasse (GCB) und der Bakterienbiomasse im Sediment. Projektion der Werte von Station 1 und 2. Es ergibt sich ein Anstieg der Ciliatenbiomasse mit steigender Bakterienbiomasse. Zur Verdeutlichung ist die Regression eingezeichnet (Trendkurve. X: Bakterienbiomasse, Y: Ciliatenbiomasse Formel: $Y = 0,000125 \times X + 0,0115$).

Dieser positive Zusammenhang zwischen Bakterien- und Ciliatenbiomasse könnte als ein erster Hinweis auf Interaktionen zwischen beiden Gruppen gesehen werden. Der Versuch einer Gesamtschau der Veränderungen in beiden Mikroorganismengruppen für den Zeitraum Winter 1986 bis Sommer 1987 ist in Abb. 28) dargestellt. Dieser Zeitraum wurde gewählt, da für ihn besonders detaillierte Analysen der Bakterienpopulationen an der 10 m Station des Gabelsflachs vorlagen. Die den beiden folgenden Abbildungen 28) und 29) zugrundeliegenden Daten sind den Kapiteln 4.2 und 4.4 entnommen.

Veränderung von Abundanz und Biomasse der Bakterien und Ciliaten (Winter 1986 - Sommer 1987)

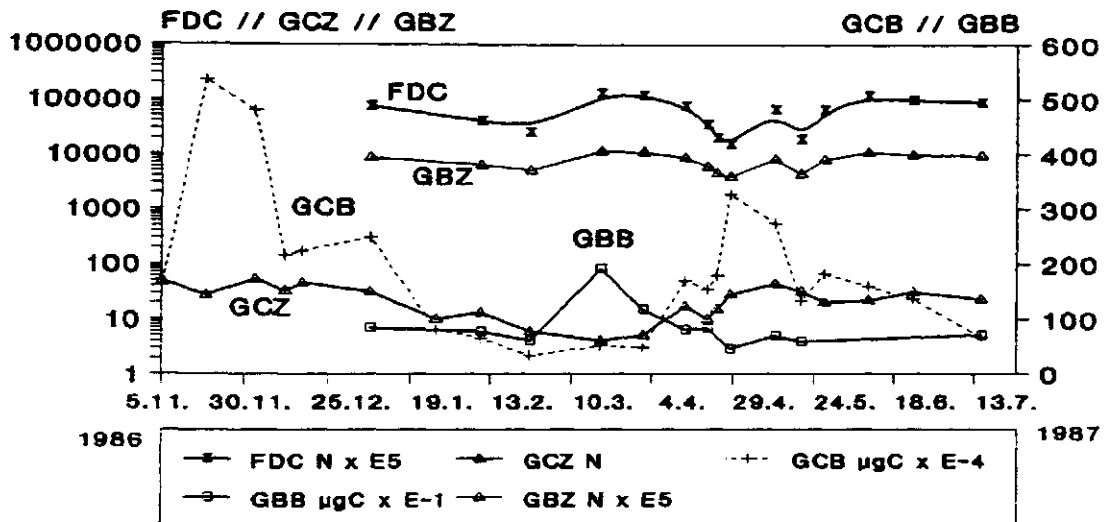


Abb. 28) Gegenüberstellung der zeitlichen Veränderung der Ciliaten- (GCZ) und Bakterien-Zahl (GBZ) und Biomasse bei Station 1. Es ist ein Peak in der Gesamtciliatenbiomasse (GCB) Ende April zu verzeichnen, dem ein Peak in der Gesamtbakterienbiomasse (GBB) Mitte März vorausging. Die FDC-Werte zeigen einen Rückgang im April/Mai. FDC: Zellzahl sich teilender Bakterien (hier Absolutwert).

Bei Abb. 28) ist am 19.3.87 eine sehr auffällige Spitze in der Bakterienbiomasse (GBB) zu erkennen. Diese ist wahrscheinlich weniger durch die Temperatur, die mit -1°C sehr gering war, sondern eher durch den Eintrag neuer Nahrung ins Sediment bedingt. Das könnte entweder über benthische Primärproduktion oder sedimentierte "Phytoplanktonblüten" verursacht worden sein. Meyer-Reil und Graf (1986) fanden über die Nahrung gesteuerte Reaktionen der Bakterienflora und Metazoenfauna. Auch in der Bakterienzahl wurden

Peaks deutlich, was aber aufgrund der halblogarithmischen Skala in Abb. 28) nicht deutlich wird. Die Ciliatenzahl (GCZ) folgt mit einem Anstieg am 14.4. also um ca. 4 Wochen zeitversetzt. Am 28.4. hat die Ciliatenbiomasse (GCB) ihr Maximum erreicht, während die Bakterienbiomasse gleichzeitig um eine Größenordnung zurückging.

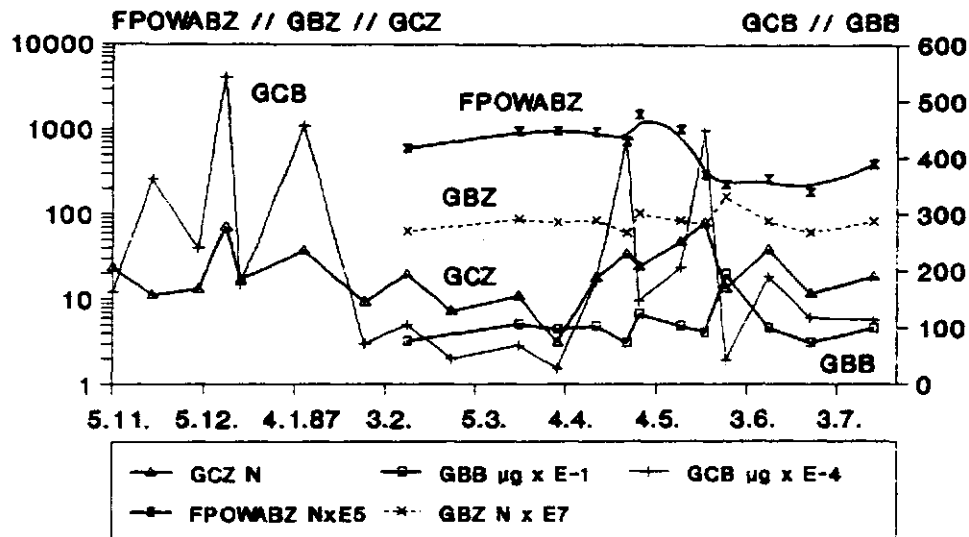
Der Absolutwert der sich teilenden Bakterienzellen (FDC) zeigte ebenso wie die Gesamtbakterienzahl im April eine Abnahme um eine Größenordnung. Dieser Rückgang schlug sich jedoch nicht zeitgleich im Prozentsatz der FDC-Zahl an der Gesamtbakterienzahl nieder (s. 4.4), sondern erfolgte dort einen Monat später.

Die Bakterienzahl (GBZ) nahm im April etwa um die Hälfte ab, während sich die Ciliatenzahl (GCZ) noch im Anstieg befand. Sie erreicht am 12.5. ihren Höchstwert, ca. 14 Tage nach dem Maximum in der Ciliatenbiomasse. Am 12.5. zeigen die Werte der GBZ und FDC-Zahl ebenfalls Spitzen. Zum 20.5. hin ist bei all diesen Parametern ein Rückgang festzustellen. Von diesem Zeitpunkt an scheinen sich die FDC-Zahl und GBZ gleichförmig zu verändern. Die Gesamtciliatenzahl und Biomasse bleiben nahezu gleich. Von Januar bis Anfang März sind keine besonderen Veränderungen bei den Bakterien oder den Ciliaten zu bemerken. Für den November/Dezember 1986 lagen keine Meßergebnisse der Bakterienflora vor, so daß der zu diesem Zeitpunkt auftretende hohe Biomassewert der Ciliaten nicht über diese erklärt werden kann.

Insgesamt betrachtet ist ein besonders deutlicher Einfluß der Ciliaten auf die gesamte Bakterienzahl oder Biomasse sowie die Zahl sich teilender Zellen nicht festzustellen. Allenfalls am 28.4. und 20.5. wären negative Korrelationen zeitgleich festzuhalten.

Die entsprechende Gegenüberstellung für Station 2 zeigt Abb. 29). Es wurden jedoch keine FDC-Zahlen ermittelt. Stattdessen sind die Zählwerte der "frei" im Porenwasser vorhandenen Bakterien (FPOWABZ) eingezeichnet.

Veränderung von Abundanz und Biomasse der Bakterien und Ciliaten (Winter 1986 - Sommer 1987)



Station 2, Mittelwerte /g Tg Sed.

Abb. 29) Gegenüberstellung der zeitlichen Veränderung der Ciliaten- (GCZ) und Bakterien-Zahl (GBZ) und Biomasse bei Station 2. Es sind zwei Peaks in der Gesamtciliatenbiomasse (GCB) Mitte April und Mitte Mai zu verzeichnen. Ein peak in der Gesamtbakterienbiomasse (GBB) ist am 10.6. festzustellen. Die frei beweglichen Porenwasserbakterien (FPOWABZ) zeigen einen deutlichen Rückgang im Mai.

Auch bei der Station 2 (Abb. 29) tritt eine Bakterienspitze in Zahl und Biomasse auf, allerdings erst am 27.5.87. Zum gleichen Zeitpunkt ist die Ciliatenzahl auf 13 Individuen/g Tg von zuvor 80 Ciliaten/g Tg (20.5.) abgesunken. Ebenso nahm zum 27.5. die Gesamtciliatenbiomasse um eine Größenordnung ab. Vom Februar bis Ende März sind besondere Veränderungen der Zahl oder Biomasse der Mikroorganismen nicht sichtbar. Für den November 1986 bis zum

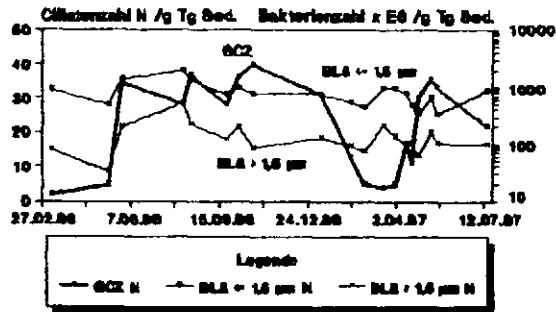
Februar 1987 liegen keine Bakteriendaten vor.

Anfang April 1987 kommt es zunächst zu einem Anstieg der Ciliaten bis zum 24.4.. Gleichzeitig findet eine Abnahme der Bakterien statt. Zum 28.4. ist eine kleinere Spitze in der Bakterienzahl und der bakteriellen Biomasse zu verzeichnen. Hiernach tritt eine Abnahme zum 20.5. ein. Am 28.4. ist die höchste Anzahl "freier" Porenwasserbakterien (FPOWABZ) festzustellen ($1,5 \times 10^8$ Bakterien /g Tg), die zum 20.5. auf $0,29 \times 10^8$ Bakterien /g Tg - um das 5-fache - abnimmt. Von diesem Zeitpunkt an bleibt die Zahl der Porenwasserbakterien nahezu konstant. Vor dem peak der Porenwasserbakterien ist ein Maximum in der Ciliatenbiomasse (24.4.) zu verzeichnen. Der Wert der Ciliatenbiomasse geht zum 28.4. auf ca. 1/5 zurück. Danach steigt er wieder gleichhoch an (zum 20.5.; Minimum der Porenwasserbakterien). Ab dem 20.5. fällt die Ciliatenbiomasse stark ab. Auch die Zahl der Porenwasserbakterien bleibt auf einem niedrigen Niveau.

Vom 28.4. bis zum 20.5. tritt eine deutliche Erhöhung der Ciliatenzahl - um das 3-fache - ein. Danach schwankt sie zwischen 10 und 40 Ciliaten/g Tg. Vom 10.6. an ist auch die GBZ und GBB wieder auf ein "Grundniveau" von ca. 8×10^8 Bakterien /g Tg bzw. etwa $9 \mu\text{g BC}$ /g Tg zurückgegangen. Insgesamt betrachtet könnte ein reduzierender Einfluß der Ciliaten auf die frei im Porenwasser befindlichen Bakterien bestehen. Außerdem war zwischen dem 24.4. und dem 10.6. eine negative Korrelation zwischen den Gesamtciliaten und Gesamtbakterien abzulesen.

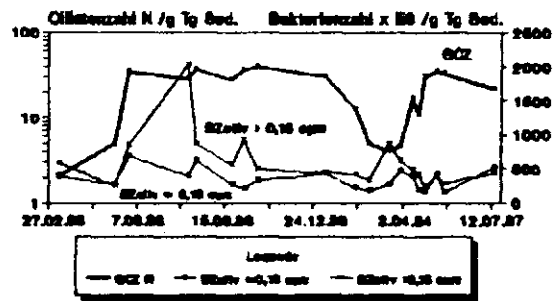
Über den Zusammenhang zwischen den einzelnen Bakteriengruppen und den Veränderungen bei Ciliaten geben die folgenden 6 Abbildungen, Abb. 30 a) bis f), Auskunft. Bei den Teilabbildungen 30 a) und b) ist der Zusammenhang zwischen der Ciliatenzahl und den Bakterien, die in 2 Kategorien bezüglich ihrer Länge und ihres Zellvolumens aufgeteilt worden sind, dargestellt. Bei den Teilabbildungen 30 c) - f) ist die Ciliatenbiomasse den Bakterienzahlen gegenübergestellt, diese wurden dabei feiner bezüglich der Längensklassen bzw. Zellvolumina aufgeschlüsselt.

a) Zusammenhang zwischen der Ciliatenzahl und der Zahl der Bakterien von bestimmter Länge vs Zeit



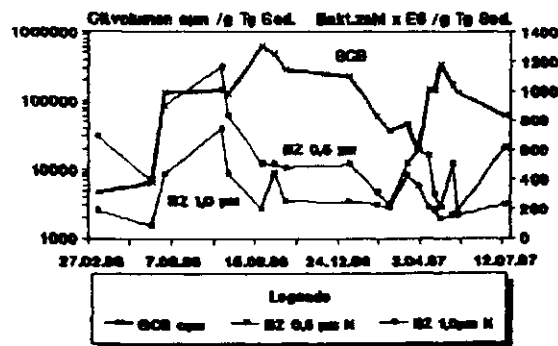
Station 1, Mittelwerte Ciliaten (n=9)

b) Zusammenhang zwischen der Ciliatenzahl und der Zahl der Bakterien von diskretem Zellvolumen vs Zeit



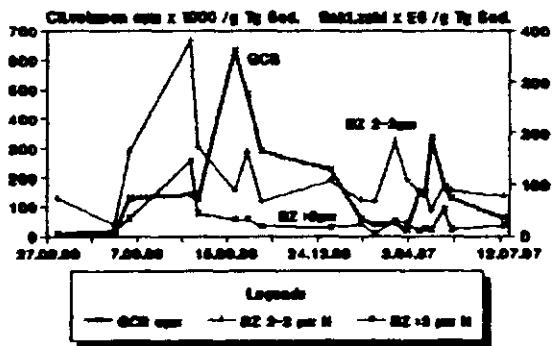
Station 1, Mittelwerte Ciliaten (n=9)

c) Veränderung der Ciliatenbiomasse vs Bakterien bestimmter Länge und Zeit



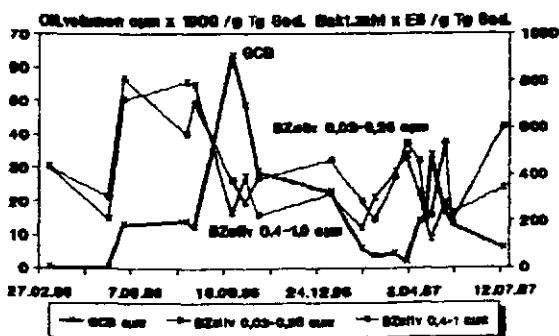
Station 1, Mittelwerte Ciliaten (n=9)

d) Veränderung der Ciliatenbiomasse vs Bakterien bestimmter Länge und Zeit



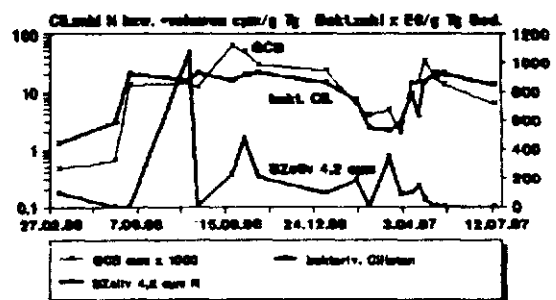
Station 1, Mittelwerte Ciliaten (n=9)

e) Veränderung der Ciliatenbiomasse vs Bakterien diskreter Zellvolumina u. Zeit



Station 1, Mittelwerte Ciliaten (n=9)

f) Veränderung der Ciliatenbiomasse vs die Bakterienzahl der Kokken von 4.2 µm Zellvolumen und Zeit



Station 1, Mittelwerte Ciliaten (n=9)

Abb. 30) Zusammenhang zwischen einzelnen Bakteriengruppen und benthischen Ciliaten (Beschreibung siehe folgende Seite).

Abb. 30) a) Zeitliche Veränderung der Gesamtciliatenzahl (GCZ) und der Zahl der "kleinen" und "großen" Bakterien (Bakterienlänge \approx BLÄ $\leq 1,5 \mu\text{m}$ bzw. $> 1,5 \mu\text{m}$). Der Kurvenverlauf für die Ciliaten und "großen" Bakterien verläuft, mit Ausnahme des Zeitraumes vom Februar 1987 bis Mitte April 1987, analog.

b) Zeitliche Veränderung der GCZ und der Zahl der Bakterien von $\leq 0,15 \mu\text{m}^3$ Zellvolumen (BZellv) und $> 0,15 \mu\text{m}^3$ Zellvolumen. Für die Ciliatenzahl und für beide Bakteriengruppen besteht ein gegensinniger Kurvenverlauf im Zeitraum vom Februar 1987 bis Mitte April 1987.

c) Zeitliche Veränderung der Gesamtciliatenbiomasse (GCB), hier als Ciliatenvolumen angegeben und der Zahl der Bakterien von $0,5 \mu\text{m}$ bzw. $1,0 \mu\text{m}$ Länge. Es zeigt sich deutlich ein gegenläufiger Verlauf für den Februar 1987 bis Mitte April 1987.

d) Zeitliche Veränderung der Gesamtciliatenbiomasse und der Zahl der "größeren" Bakterien von $2-3 \mu\text{m}$ bzw. $> 3 \mu\text{m}$ Länge. Auch hier zeigt sich für die Ciliatenbiomassekurve und die Kurve der Bakterien von $2-3 \mu\text{m}$ Länge ein gegenläufiger Verlauf von Februar 1987 bis Mitte April 1987. Deutlich ist auch ein peak in der Ciliatenbiomasse Mitte September zu verzeichnen, der mit einem Minimum der Bakterien von $2-3 \mu\text{m}$ zusammenfiel. Hiernach geht die Ciliatenbiomasse zurück, während die Zahl der Bakterien von $2-3 \mu\text{m}$ Länge kurzfristig ansteigt (vgl. Abb. 31 c) die GCB und die Zahl der Bakterien von $1 \mu\text{m}$ Länge).

e) Zeitliche Veränderung der GCB und der Zahl der Bakterien von $0,03-0,25 \mu\text{m}^3$ Zellvolumen bzw. von $0,4-1,0 \mu\text{m}^3$. Für beide Gruppen der Bakterienvolumina (BZellv) und die Ciliatenbiomasse besteht ein gegensinniger Kurvenverlauf von Mitte August 1986 bis Ende 1986. Nach diesem Zeitpunkt verhalten sich die Ciliatenbiomasse und die Zahl der Bakterien von $0,03-0,25 \mu\text{m}^3$ Zellvolumen gleichsinnig, während die Kurven der Ciliatenbiomasse und der Zahl der Bakterien von $0,4-1,0 \mu\text{m}^3$ ab dem Februar 1987 gegenläufig sind.

f) Zeitliche Veränderung der GCB, der Zahl der bakterivoren Ciliaten und der Zahl der Kokken von $4,2 \mu\text{m}^3$ Zellvolumen. Die beiden Kurven der Ciliaten verlaufen nahezu analog. Ein Zusammenhang zwischen der Kurve der Kokken und den Ciliaten ist nicht eindeutig festzustellen.

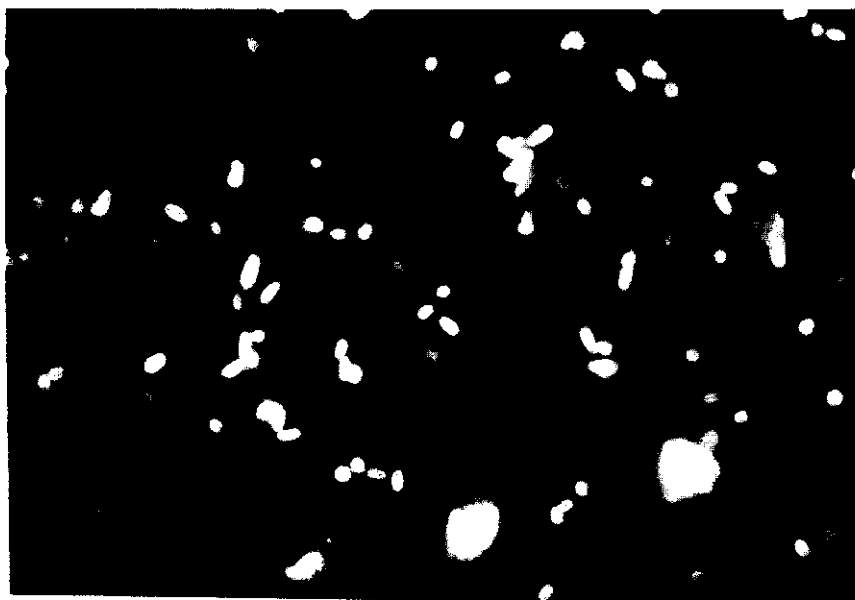
Zusammenfassend ist festzuhalten, daß bei den einzelnen Bakterien-
gruppen, sowohl der Längensklassen als auch der Biomasseklassen,
nur im Frühjahr negative Korrelationen mit den Ciliaten zeitgleich
auftreten. Zu den übrigen Zeitpunkten scheinen die Kurvenänderun-
gen eher analog zu verlaufen. Eine deutliche Beeinflussung durch
die Ciliaten ist weder bei den Bakterienlängensklassen noch bei den
Bakterienbiomasseklassen für die gesamte Bakterienflora festzu-
stellen. Die Zahl der sich teilenden Bakterien zeigt einen Rück-
gang im April/Mai (Station 1). Zeitgleich ist ein Anstieg in der
Ciliatenbiomasse zu beobachten. Die Zahl der frei beweglichen
Porenwasserbakterien geht im Mai stark zurück. Zum selben Zeit-
punkt kann ein Anstieg in der Ciliatenzahl und Biomasse
verzeichnet werden.

In der folgenden Darstellung der Fütterungsexperimente sollte
geprüft werden, ob benthische Ciliaten überhaupt Bakterien
ingestieren. Bei Verifizierung sollte ferner beobachtet werden,
ob Bakterien, die an der Oberfläche der Sedimentpartikel ange-
heftet waren, von den Ciliaten aufgenommen werden konnten.

4.7 "Fütterungsexperimente" von Ciliaten mit markierten
Bakterien

Der Darstellung der Ergebnisse im einzelnen muß folgendes vorausgeschickt werden:

Das Ziel dieser Experimente war, die Aufnahme von Bakterien in die Nahrungsvakuolen bei benthischen Ciliaten direkt zu beobachten. Die Inkubationsdauer war dabei unterschiedlich lang, wobei versucht wurde, Ergebnisse der Bakterieningestion über einen möglichst langen Zeitraum zu gewinnen. Es fanden 2 Inkubationstemperaturen, 8 °C und 20°C, und 2 Arten unterschiedlicher Futterbakterien, suspendierte und angeheftete Bakterien, Verwendung. Die Güte der Fluoreszenzmarkierung bei beiden Bakteriengruppen wurde zunächst im Epifluoreszenzmikroskop geprüft. Hierzu seien zwei Photographien gezeigt.



Maßstab: ————— 10 µm

Bild 3) Anreicherungskultur mariner Bakterien aus dem Sediment bei Gabelsflach. DTAF-Färbung. Vergrößerung: 2450 x.

In Bild 3) ist zu erkennen, daß die Bakterien mit dem Amino-
fluorescein-Farbstoff intensiv grün gefärbt wurden. Es zeigte sich

jedoch bei Kontrollpräparaten unter Verwendung des Phasenkontrastverfahrens, daß Bakterien von weniger als 1 μm Länge nur schwach fluoreszierten. Demnach werden kleinere Bakterien durch diesen Fluoreszenzfarbstoff schlechter gefärbt.

Auf den Sedimentkörnern war ebenfalls eine grünlich-gelblich Färbung bei 500-facher Vergrößerung zu sehen, welche die Sedimentpartikel stellenweise umhüllte. Es handelte sich dabei um die den Sedimentpartikeln aufliegende organische Matrix (vgl. Cammen 1982). In ihr fiel eine Vielzahl kleiner Objekte auf, die die Größe von Bakterien aufwiesen. Da die lichtmikroskopische Photographie der Bakterien auf den Partikeln vergrößerungstechnische Schwierigkeiten bereitete, soll an dieser Stelle eine rasterelektronenmikroskopische Aufnahme der Sedimentpartikeloberfläche (s. Bild 4) gezeigt werden.

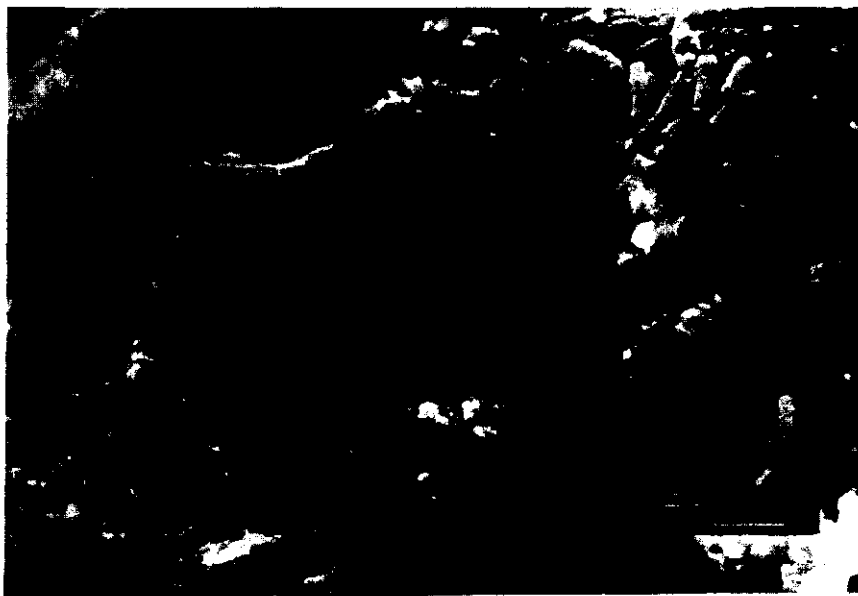


Bild 4) Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme der Oberfläche eines Sedimentkorns des Sandsediments bei Gabelsflach. Es sind auf der Oberfläche festgeheftete Bakterien verschiedener Größe sowie teilweise die organische Matrix zu erkennen.

Kritisch-Punkttrocknung. Vergrößerung 3750 x.

Ebenso wie es in Bild 4) zu sehen ist, waren die mit DTAF gefärbten Sedimentbakterien an der Partikeloberfläche festgeheftet. Obwohl aus Bild 4) der Eindruck einer recht dichten Bakterien-

besiedlung vermittelt wird, sind nach Angaben von Meyer-Reil (1987) nur 0,01 % - 5 % der Partikeloberflächen bei Sedimentkörnern mit Bakterien bedeckt. Dieser geringe Prozentsatz ist jedoch vollkommen ausreichend, um eine Besiedlungsdichte von insgesamt 10^8 - 10^9 Bakterien/g Tg zu erzielen. Zählwerte in dieser Höhe konnten in Kapitel 4.4 nachgewiesen werden. Die Färbemethode war somit geeignet, die Bakterien in ausreichendem Maße sichtbar zu machen.

Eine Vermehrung der Ciliaten bei den Experimenten zu erreichen, war nicht Versuchsziel. Deshalb soll in diesem Zusammenhang eher von Versuchen zur "Aufnahme" von Bakterien durch Sedimentciliaten gesprochen werden, als von Fütterungsexperimenten. Man muß aber bedenken, daß auch bei einer sichtbaren Ingestion der Bakterien in die Ciliaten noch kein direkter Beweis für eine Verdauung der Bakterien gegeben ist. Hinweise auf eine Verdauung könnten farbliche Veränderungen innerhalb der Nahrungsvakuolen der ursprünglich grünlich fluoreszierenden Bakterien geben, was teilweise auch unter dem Mikroskop zu erkennen war (vgl. Bilder 5, 6, 7). Solche Farbänderungen können mit einer allmählichen pH-Verschiebung, während des fortschreitenden Verdauungszustandes begründet sein (vgl. Dogiel 1965). Letztendlich Aufschluß über die Verdauung von Bakterien können aber nur beispielsweise transmissionselektronenmikroskopische Präparate liefern (s. 4.8).

Die vorliegenden Ergebnisse der "Fütterungsexperimente" beziehen sich vornehmlich auf die Analyse von kleinen Ciliaten mit ca. 30 µm Länge. "Mittlere" oder "sehr große" Ciliaten gut erkennbar zu fixieren gelang nur gelegentlich. Ihr Auftreten führte zu hohen Standardabweichungen des mittleren Zellvolumens. Vakuolen mit fluoreszierenden Bakterien waren bei ihnen nicht zu finden. Da Aussagen über die gesamte Ciliatengemeinschaft getroffen werden sollten, wurden auch Ciliaten ohne DTAF markierten Inhalt der Nahrungsvakuolen ausgewertet.

Eine Bestimmung der einzelnen Ciliaten nach Versuchsende unterblieb. Einzig bei Versuch V7 war zu Versuchsende zu erkennen, daß sich Ciliaten der Gattung Euplotes in der Population allmählich durchsetzten.

Es ist zu diesen Experimenten ferner festzuhalten, daß auch andere bakterivore Protozoen, etwa Flagellaten, mitinkubiert sein konnten, da die Ciliaten direkt aus dem Sediment extrahiert und zu den Versuchen verwendet worden waren. Einen Filtrationschritt zur Entfernung der Flagellaten vorzuschalten, war unmöglich, da die Ciliaten überaus empfindlich auf die Filtration reagierten. Außerdem wiesen Cynar et al. (1985) sogar noch in durch 0,6 μm gefiltertem Meerwasser bakterivore Nanoflagellaten nach. Damit schien eine vollständige Entfernung der sehr kleinen Protozoen schwierig.

Zunächst sollen die Ergebnisse der einzelnen Versuche vorgestellt werden, die dann später, auf Seite 139 in Tab. 32) gemeinsam dargestellt werden. Dort wird auch die Bewertung aller Fütterungs-experimente vorgenommen.

Die Darstellung der Meßergebnisse, die von jedem einzelnen analysierten Ciliaten erzielt werden konnten, soll unterbleiben. Es können aber zum besseren Verständnis dieser Versuche beispielhaft einige Ergebnisse gezeigt werden (Tab. 20). Dabei wurde immer versucht, pro Unterprobe mindestens 10 Ciliaten auszuwerten.

Tab. 20) Ergebnisse der Inkubation von Sedimentciliaten mit suspendierten Bakterien; Versuch V4, Teilauswahl einiger Messungen. (Alle Angaben beziehen sich auf Werte pro Ciliat; N = Anzahl).

Zeit min	Länge μm	Breite μm	Tiefe μm	Volumen $\text{c}\mu\text{m}$	Vak. N	BZ/Vak. N	FLB N
0	33,3	15,54	10,22	456	0	0	0
0	29,6	13,32	8,76	298	0	0	0
15	37,74	15,54	10,22	516	0	0	0
120	32,56	20,72	13,63	792	0	0	0
2355	28,86	18,50	12,17	560	0	0	28
2355	28,86	12,58	8,28	259	0	0	1
3810	42,18	27,38	18,01	1791	0	0	48
5235	29,50	17,70	11,64	524	13	6	0
5235	33,30	21,46	14,12	869	4	3	50
5235	31,08	22,2	14,61	868	12	8	0
6690	42,92	23,68	15,58	1364	30	7	0
9770	35,6	21,36	14,05	920	0	0	6
9770	35,6	17,8	11,71	639	0	0	2
12435	28,12	12,58	8,28	252	0	0	0

N: Anzahl

Vak.: Nahrungsvakuolen

BZ/Vak.: Bakterienzahl (Mittelwert)/Nahrungsvakuole

FLB: einzeln, frei im Ciliatenplasma angetroffene Bakterien

Es zeigte sich, daß Bakterien (FLB) zunächst einzeln im Ciliatenplasma sichtbar wurden und später dann in den Nahrungsvakuolen zu sehen waren. Einen Eindruck, wie die Ciliaten nach Ingestion von Bakterien im mikroskopischen Bild aussahen, liefert die folgende halbschematische Zeichnung.

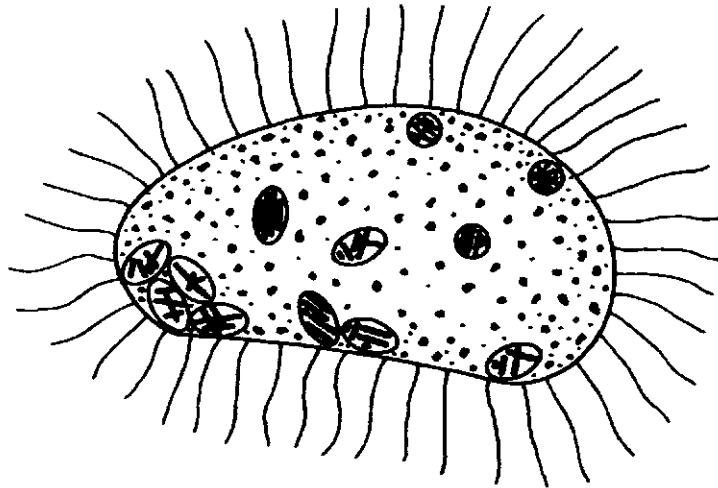


Fig. 1) Halbschematische Zeichnung eines Ciliaten mit ingestierten Bakterien. Diese sind in Nahrungsvakuolen sichtbar (ohne Maßstab).

Im mikroskopischen Bild stellten sich die Verhältnisse so dar, wie in den 3 folgenden Bildern zu sehen ist. Dabei bereitete die phototechnische Darstellung der Bakterien in den Ciliaten teilweise Schwierigkeiten, weil nur auf eine Schärfenebene fokussiert werden konnte.



Maßstab: ————— 20 μm

Bild 5) Ciliat der Gattung Euplotes mit 21 ingestierten, DTAF-gefärbten Bakterien (gelb-grün). Versuch V7II, Zeitpunkt: 13. Tag. Fluoreszenz- mit Durchlicht-Verfahren. Vergrößerung 1530 x.



Maßstab: ————— 20 μm

Bild 6) Ciliaten aus dem Versuch V3 45 Minuten nach Zugabe der Bakteriensuspension. Bemerkenswert ist, daß allein der Ciliat in der Mitte Nahrungsvakuolen (5 Stück) zeigte, welche auch DTAF-markierte Bakterien (je 4) enthielten. Fluoreszenz- mit Durchlicht-Verfahren. Vergrößerung 1530 x.



Maßstab: ————— 20 μm

Bild 7) Ciliat (schemenhaft sichtbar; vgl. die halbschematische Zeichnung Fig. 1), an einer Anhäufung von Bakterien liegend. Innerhalb des Ciliaten sind deutlich 10 Nahrungsvakuolen erkennbar, die fast vollständig mit DTAF-markierten Bakterien gefüllt sind. Versuch VI, Zeitpunkt: 45 Min. Fluoreszenzlichtverfahren. Vergrößerung 1530 x.

Die in Bild 5) bis 7) vorgestellten Verhältnisse verdeutlichen:

- 1) Ciliaten nehmen die Bakterien auf (Bild 5)
- 2) die Bakterien werden in den Nahrungsvakuolen aufkonzentriert (Bild 6)
- 3) die Ciliaten können eine größere Anzahl dicht mit Bakterien gefüllter Nahrungsvakuolen beinhalten (Bild 7).

Die qualitativen Ergebnisse über die Aufnahme von Bakterien galt es in Einzelversuchen unter verschiedenen Bedingungen zu überprüfen. Dazu wurden die Temperatur und die Nahrung variiert. Zusätzlich sollten auch quantitative Aussagen gewonnen werden.

Im folgenden sollen die Ergebnisse der einzelnen Versuche vorgestellt werden.

4.7.1 Ergebnisse mit Sedimentciliatenpopulationen

Die Versuche V1-V3 wurden mit 3 separat extrahierten und 1 Woche bei 8 °C gehälterten, benthischen Ciliatengemeinschaften bei 20 °C durchgeführt.

V1) Die Ergebnisse des Versuchs V1, bei dem Sedimentciliaten mit einer DTAF-markierten Bakteriensuspension inkubiert wurden, sind in Tab. 11) zusammengefaßt. In dieser, wie auch in den folgenden 10 Tabellen sind dabei jeweils angegeben:

- Die Versuchsdauer in Minuten und Tagen
- Die pro Unterprobe ausgewertete Ciliatenzahl (CZ)
- Das mittlere Individualvolumen der ausgewerteten Ciliaten (Vol/Ind in μm^3) mit dem zugehörigen Vertrauensbereich (Kb) oder der Standardabweichung (Std)
- Z.T. die Zahl und der Prozentsatz an Ciliaten mit ingestierten, markierten Bakterien (CZ + NV)
- Die mittlere Nahrungsvakuolenzahl (MVZ) der ausgewerteten Ciliaten
- Die mittlere Bakterienzahl/Nahrungsvakuole (MBZ/Vak) in den Ciliaten
- Die Zahl der einzeln im Plasma vorliegenden, fluoreszenzmarkierten Bakterien (einzeln FLB/Ciliat)
- Die Anzahl der pro 1 Minute neu entstandenen Menge an Nahrungsvakuolen (NVZ/1 Min)
- Falls erforderlich, Bemerkungen über weitere Vorkommnisse (Bem.).

Tab. 21) Ergebnisse des Inkubationsversuches V1 von Sedimentciliaten mit DTAF-markierten Bakterien. Es sind zu den jeweiligen Zeitpunkten (Zeit) der Unterprobenahme die Mittelwerte aus den Messungen der Ciliaten (CZ) angegeben.

Zeit	Tage	CZ	Vol/Ind	Kb	CZ + NV	CZ + NV	MVZ	Kb	MBZ/Vak	Kb	NVZ/1 Min
Minuten	d	N	μm^3	$\pm 90\%$	N	%	N	$\pm 90\%$	N	$\pm 90\%$	N
0	0,0	14	2070	500	0	0	0	0	0	0	0
2	0,0	23	1544	260	0	0	0	0	0	0	0
5	0,0	23	2595	1799	0	0	0	0	0	0	0
10	0,0	11	1765	254	0	0	0	0	0	0	0
20	0,0	7	4461	3555	0	0	0	0	0	0	0
x 30	0,0	21	1556	275	5	24	1,714	1,4091	0,666	0,6606	0,171
x 45	0,0	21	2221	913	6	29	0,905	0,6137	0,81	0,6635	-0,054
x 80	0,1	9	1099	361	4	44	4,111	3,3636	2,444	1,9412	0,092
x 2160	1,5	14	382	133	4	29	2,357	2,21	0,5	0,5866	-0,001
x 2800	1,9	14	343	124	3	21	0,429	0,4278	0,286	0,3765	-0,003
3310	2,3	14	218	40	0	0	0	0	0	0	-0,001
4210	2,9	10	209	25	0	0	0	0	0	0	0
M 5		16	1120		4	29	2		1		0,034
Std		5	714		1	8	1,287		0,771		0,075

M 5: Mittelwert der mit einem x gekennzeichneten Datensätze.

Anmerkung: Die Daten bei (1) wurden, da eine Bakterieningestion auftrat, für die später durchgeführte Berechnung der maximal aufgenommenen Bakterienzahl (s. S. 138) verwendet.

Aus dem Versuch (V1), der 3 Tage dauerte, ergibt sich:

- 1) Es erfolgte eine Bakterienaufnahme, da fluoreszierende Bakterien in den Nahrungsvakuolen gezählt werden konnten (MBZ/Vak N). Die erste Ingestion von Bakterien war nach ca. 30 Minuten festzustellen.
- 2) Der durchschnittliche Prozentsatz der Ciliaten, die Bakterien aufnahmen (CZ + NV %), lag bei 29 % (n=5) der Gesamtpopulation.
- 3) Die mittlere Bakterienzahl pro Nahrungsvakuole (MBZ/Vak) war gering.
- 4) Nach 80 Minuten trat eine signifikante Abnahme im mittleren Biovolumen (Vol/Ind) ein. Am 2,9. Tag war das Ursprungszellvolumen pro Individuum auf einen Wert von 10 % des Ausgangswertes zurückgegangen.
- 5) Nach dem 2. Versuchstag war keine Bakterieningestion mehr festzustellen.

Die Kontrollzählung der Bakterien zu Versuchsbeginn und Versuchsende ergab $1,8 \times 10^7$ bzw. $3,2 \times 10^6$ Bakterien /ml. Es fand demnach eine Bakterienreduktion im Umgebungswasser der Ciliaten um 82 % statt. Ob diese Abnahme allein auf den Einfluß der Ciliaten zurückgeführt werden kann, mag bezweifelt werden. Hier konnten sicherlich noch andere Faktoren wirksam sein, wie z.B. die Lysis von Bakterien oder ihre Anheftung an Oberflächen.

V2) Bei diesem Versuch wurden gehälterte Ciliaten zusammen mit markiertem Sediment ca. 4 Tage inkubiert. Das Ergebnis zeigt Tab. 22).

Tab. 22) Ergebnisse des Inkubationsversuches V2 von Sedimentciliaten mit DTAF-markierten Sediment. Es sind zu den jeweiligen Zeitpunkten (Zeit) der Unterprobennahme die Mittelwerte aus den Messungen der Ciliaten (CZ) angegeben.

Zeit	Tage	CZ	Vol/Ind	Kb	MVZ
Minuten	d	N	µm	± 90 %	N
0	0,0	9	1616	489	0
2	0,0	10	2048	327	0
5	0,0	6	1971	583	0
10	0,0	10	3095	1276	0
20	0,0	4	9510	14618	0
30	0,0	9	11236	5771	0
45	0,0	2	6315	15715	0
80	0,1	3	1018	753	0
320	0,2	1	2795		0
480	0,3	1	1963		0
1440	1,0	1	266		0
2880	2,0	1	773		0
3500	2,4	3	336	153	0
4300	3,0	1	368		0
5870	4,1	1	466		0
M 15		4	2919		0
Std		3,5	3296		0

M 15: Mittelwert aus 15 Datensätzen.

Aus der Tab. 22) ist abzulesen:

- 1) Es erfolgte keine Aufnahme von Bakterien. Es konnten während der 4 Tage keine gefärbten Bakterien in den Nahrungsvakuolen festgestellt werden (MVZ = 0).
- 2) Es ließen sich insgesamt weniger Ciliaten auswerten, als bei Versuch VI. Sicherlich war das mitbedingt durch das hier 2,5-fach erhöhte Inkubationsvolumen (s. 3.5.1). In den Unterproben waren immer Ciliaten zu finden.
- 3) Nach etwa 1 Stunde ging die Ciliatenzahl (CZ) stark zurück, so daß fast immer lediglich ein fixiertes Individuum/Unterprobe analysiert werden konnte.
- 4) Eine deutliche Volumenabnahme (Vol/Ind) war ab der 8. Stunde zu verzeichnen. Bei Versuchsende war das Individualvolumen mit $466 \mu\text{m}^3$ /Ciliat auf ca. 25 % des Anfangswertes gesunken, soweit sich das an einem Exemplar feststellen ließ.
Die Volumenwerte der Ciliaten aus 3 vorhergehenden Unterproben lagen jedoch ebenfalls nahezu gleichhoch, so daß eine Volumenabnahme wahrscheinlich ist.

V3) Dieser Versuch war speziell auf die Untersuchung "sehr kleiner" Ciliaten ($< 20 \mu\text{m}$) abgestimmt. Hierzu wurde Sediment extrahiert und die erhaltene Ciliatenpopulation 4 Wochen im Kühlschrank ohne Futterzugabe gehältert. Zu Versuchsbeginn waren nur noch "sehr kleine" Ciliaten vorhanden, die dann mit suspendierten, fluoreszenzmarkierten Bakterien inkubiert wurden. Das Versuchsergebnis zeigt die nachfolgende Tabelle.

Tab. 23) Ergebnisse des Inkubationsversuches V3 von Sedimentciliaten mit DTAF-markierten Bakterien. Es sind zu den jeweiligen Zeitpunkten (Zeit) der Unterprobennahme die Mittelwerte aus den Messungen der Ciliaten (CZ) angegeben.

Zeit Minuten	Tag d	CZ N	Vol/Ind cum	Kb ± 90 %	CZ + NV N	CZ + NV %	MVZ N	Kb ± 90 %	MBZ/Vak N	Kb ± 90 %	NVZ/1 Min N
0	0,0	15	449	73	0	0	0		0		0
2	0,0	14	543	97	0	0	0		0		0
5	0,0	14	651	135	0	0	0		0		0
10	0,0	14	547	147	0	0	0		0		0
20	0,0	15	462	109	0	0	0		0		0
30	0,0	15	512	86	0	0	0		0		0
x 45	0,0	28	444	76	13	46	2,321	0,856	1,429	0,605	0,133
x 60	0,1	14	372	104	6	43	4,857	2,693	1,786	1,030	0,072
x 300	0,2	18	708	125	9	50	3,944	1,911	1,536	0,687	-0,004
1170	0,8	15	499	128	0	0	0		0		-0,005
2400	1,7	14	282	74	0	0	0		0		0
3780	2,6	15	254	21	0	0	0		0		0
3910	2,6	14	187	46	0	0	0		0		0
4240	2,9	11	187	33	0	0	0		0		0
M 3		20	507		9	46	3,708		1,590		0,035
Std		6	143		3	3	1,049		0,148		0,066

(2)

M 3: Mittelwert aus den mit x gekennzeichneten Datensätzen.

Anm.: Die Daten bei (2) wurden zur Berechnung der maximal aufgenommenen Bakterienzahl (s. S. 138) verwendet.

Aus Tab. 23) ergibt sich:

- 1) Es konnte mit diesem Versuch die Aufnahme der suspendierten Bakterien zum zweiten Male gezeigt werden. Sie erfolgte nach 45 Minuten.
- 2) Der durchschnittliche Prozentsatz der Ciliaten, die Bakterien aufgenommen hatten (CZ + NV), lag zwischen 43 und 50 % (n=3).
- 3) Die durchschnittliche Bakterienzahl/Nahrungsvakuole betrug ca. 2 Zellen.
- 4) Ab dem 1,7. Tag trat eine signifikante Abnahme des Biovolumens ein, was mit der Beendigung der Bakterieningestion einherging. Nach 3 Tagen war das durchschnittliche Volumen/Individuum (Vol/Ind) auf 42 % des Anfangswertes gesunken.

Bei den nun folgenden Ergebnissen handelt es sich um Daten aus Versuchen, bei denen direkt im Anschluß an die Extraktion die Ciliatengemeinschaft für die "Fütterungsexperimente" vorbereitet wurde. Nach Bakterienzugabe wurden die Versuchsansätze bei 8 °C gehältert.

V4) Für diesen Versuch wurden extrahierte Ciliaten mit einer suspendierten Bakterienlösung inkubiert. Das Ergebnis zeigt Tab. 24.

Tab. 24) Ergebnisse des Inkubationsversuches V4 von Sedimentciliaten mit DTAF-markierten Bakterien bei 8 °C. Es sind zu den jeweiligen Zeitpunkten (Zeit) der Unterprobenahme die Mittelwerte aus den Messungen der Ciliaten (CZ) angegeben.

Zeit Minuten	Tage d	CZ N	Vol/Ind µm	Std	MVZ N	MBZ/Vak N	FLB/Cil N	NVZ/1 Min N	Bem.
0	0,0	4	14371	14255	0	0	0	0	Tz
15	0,0	1	456	0	0	0	0	0	
45	0,0	0							
60	0,0	2	63052	7539	0	0	0	0	Tz
90	0,1	0							
120	0,1	2	537	255	0	0	0	0	
150	0,1	2	236	71	0	0	0	0	
1275	0,9	6	14142	18278	0	0	0	0	Tz
2355	1,6	6	507	382	0	0	9,00	0	
3810	2,6	5	2093	1048	0	0	14,40	0	
x 5235	3,6	6	4570	8277	10,333	4,33	8,00	0,007	Tz (3)
x 6690	4,6	11	1038	352	16,000	4,82	2,27	0,004	
x 8125	5,6	6	630	262	9,667	2,67	8,00	-0,004	
9770	6,8	8	421	228	0	0	3,00	-0,006	
12435	8,6	10	325	87	0	0	3,50	0	
M 3		8	2079		12,000	3,939	6,090	0,0003	
Std		2	1769		2,841	0,921	2,701	0,0055	

M 3: Mittelwert aus den mit x gekennzeichneten Datensätzen.

Anm.: Die Daten bei (3) wurden zur Berechnung der maximal aufgenommenen Bakterien (s. S. 138) verwendet, wobei die zur Berechnung notwendige Bakterienzahl aus der Summe der mittleren Bakterienzahl/Nahrungsvakuole (MBZ/Vak) und den einzeln im Plasma liegenden Bakterien pro Ciliat (einzel FLB/Ciliat) gebildet wurde.

Auch bei Tab. 24) ist festzustellen :

- 1) Es kam zu einer Aufnahme von Bakterien, wenn auch erst nach dem 3. Tag.
- 2) Es war eine hohe Anzahl Nahrungsvakuolen/Ciliat (MVZ) festzustellen.
- 3) Die mittlere Bakterienzahl/Nahrungsvakuole lag bei 4 Zellen.
- 4) Neben den Bakterien in den Vakuolen traten eine Reihe von Bakterien eindeutig im Plasma - jedoch einzeln liegend - auf. Ihre mittlere Anzahl betrug 6.
- 5) Nach dem 5. Tag trat eine Abnahme im Biovolumen/Individuum ein. Eine Signifikanz ließ sich infolge der hohen Standardabweichungen (Std), bedingt durch das Vorkommen der "großen" Trachelocerciden (Tz), nicht feststellen.
- 6) Ab dem 4. Tag konnten mehr Ciliaten pro Unterprobe fixiert werden als zuvor. Das könnte auf eine Vermehrung hindeuten.

V5) Bei Versuch 5 wurden zu den Ciliaten an Sedimentpartikeln haftende, markierte Bakterien zugegeben. Das Ergebnis zeigt Tab. 25).

Tab. 25) Ergebnisse des Inkubationsversuches V5 von Sedimentciliaten mit DTAF-markiertem Sediment bei 8 °C. Es sind zu den jeweiligen Zeitpunkten (Zeit) der Unterprobennahme die Mittelwerte aus den Messungen der Ciliaten (CZ) angegeben.

Zeit Minuten	Tage d	CZ N	Vol/Ind µm	Std	MVZ N	Bem.
0	0,0	3	40842	48628	0	Tz
15	0,0	2	1614	975	0	
30	0,0	4	13262	14628	0	Tz
45	0,0	4	5279	8492	0	
60	0,0	4	33765	26752	0	Tz
90	0,1	3	1522	996	0	
120	0,1	5	5379	10004	0	Tz
1045	0,7	2	639		0	
2500	1,7	0				
3925	2,7	1	972		0	
5380	3,7	1	1503		0	
6815	4,7	2	3607	2795	0	
8460	5,9	2	240	96	0	
12565	8,7	5	6280	10386	0	Tz
M 14		3	8839		0	
Std		1	12668		0	

Auffällig bei diesem Versuch war:

- 1) Es wurden auch hier nach Zugabe von Sediment mit darauf haftenden Bakterien keine Zellen aufgenommen und das trotz beinahe 9-tägiger Inkubation.
- 2) Das durchschnittliche Biovolumen der Ciliaten lag wesentlich höher als bei den bisherigen Versuchen. Das war auf ein häufiges Auftreten der großen Trachelocerciden (Tz) zurückzuführen.
- 3) Es konnten nur einmal, bei der Unterprobe zum Zeitpunkt bei 2500 Minuten, keine Ciliaten fixiert werden.
- 4) Das Biovolumen/Ciliat nahm zum Versuchsende ab.

Versuch V6) Dieser Versuch bildete die Fortsetzung von Versuch V5). Das Sediment wurde nach Beendigung von Versuch 5) entfernt (Aufschütteln im Whirlmix und Dekantieren des Überstandes) und der Überstand, in dem sich die Ciliaten befanden, wieder auf das Ausgangsvolumen mit partikelfrei filtriertem Standortwasser aufgefüllt. Als Nahrung erfolgte die Zugabe einer 5-fach in der Volumenmenge erhöhten Bakteriensuspension. Es wurde somit eine Wiederfütterung vorgenommen.

Tab. 26) Ergebnisse des Inkubationsversuches V6, bei dem zuvor mit Sediment inkubierte Ciliaten zusammen mit einer Bakterienlösung inkubiert wurden. Es sind zu den jeweiligen Zeitpunkten (Zeit) der Unterprobennahme die Mittelwerte aus den Messungen der Ciliaten (CZ) angegeben.

Zeit Minuten	Tage d	CZ N	Vol/Ind cµm	Std	MVZ N	NVZ/1 Min N	Bem.
0	0,0	2	546	157	0	0	
15	0,0	4	9862	9552	0	0	Tz
30	0,0	0					
60	0,0	1	414		0	0	
90	0,1	5	15689	19952	0	0	Pz
120	0,1	4	3002	4574	0	0	Tz
x 150	0,1	3	1680	1754	1,7	0,057	
180	0,1	0					
x 210	0,1	1	22682		0		Tz
x 240	0,2	2	243	23	3	0,1	
x 270	0,2	1	204		4	0,033	
x 300	0,2	5	3801	5921	0	-0,133	Lz
915	0,6	0					
x 2410	1,7	4	527	290	0		
x 3755	2,6	3	574	295	15,3	0,011	
M 7		2	4244		3,429	0,014	
Std		2	7619		5,067	0,079	

(4)

M 7: Mittelwert der mit einem x gekennzeichneten Datensätze.

Anm.: Die Daten bei (4) wurden zur Berechnung der maximal aufgenommenen Bakterienzahl (s. S. 138) verwendet. Es wurde die mittlere Bakterienzahl/Vakuole (MBZ/Vak), die zur Berechnung der ingestierten Bakterien notwendig war, mit 3 angesetzt.

Aus Tab. 26) ist folgendes abzulesen :

- 1) Die Ciliaten waren nach Inkubation mit suspendierten Bakterien in der Lage, diese zu ingestieren.
- 2) In 20 % der Unterproben fanden sich keinerlei Ciliaten, möglicherweise verursacht durch eine Abnahme in der Individuendichte aufgrund von Nahrungsmangel und der erfolgten Verdünnung des ursprünglichen Inkubationsvolumens.
- 3) Die Ergebnisse schwankten stark von Unterprobe zu Unterprobe. Das könnte auf eine Neuanpassung an die veränderten Bedingungen bei der Ciliatengemeinschaft hindeuten.
- 4) Es traten hohe Standardabweichungen im Biovolumen auf, wenn "Großformen" mitausgewertet werden konnten (Trachelocercidae (Tz), Pseudoprorodon (Pz), Loxophyllum (Lz)).

Versuch V7) Auch der Versuch 7 wurde nach einem bestimmten Zeitpunkt, bis zu dem keine Inkorporation von markierten Bakterien auftrat, mit einem Folgeexperiment (V7I und V7II) verbunden. Zunächst erfolgte auch hier die Inkubation der Sedimentciliaten mit markierten Bakterien, die auf Sedimentpartikeln festgeheftet waren; zuerst bei 20°C, später bei 8°C. Das Ergebnis zeigt Tab. 27).

Tab. 27) Ergebnisse des Inkubationsversuches V7, bei dem benthische Ciliaten zusammen mit DTAF markierten Sedimentpartikeln inkubiert wurden. Es sind zu den jeweiligen Zeitpunkten (Zeit) der Unterprobenahme die Mittelwerte aus den Messungen der Ciliaten (CZ) angegeben.

Zeit	Tage	CZ	Vol/Ind	Kb	MVZ	Eupl.	Bem.
Minuten	d	N	µm	± 95 %	N	%	
0	0,0	10	295	51	0	0	
15	0,0	8	632	368	0	13	
30	0,0	11	859	332	0	55	
60	0,0	10	458	224	0	30	
90	0,1	10	492	282	0	20	
120	0,1	10	509	296	0	20	
180	0,1	10	988	460	0	70	
420	0,3	11	825	327	0	36	
1260	0,9	10	488	298	0	20	
3270	2,3	10	525	287	0	30	
3960	2,8	10	465	235	0	40	
4620	3,2	10	445	237	0	30	
5400	3,8	13	561	241	0	46	
6840	4,8	14	1249	673	0	86	Konj. 29 %
8280	5,8	10	1135	314	0	100	Y 8 °C
9670	6,7	10	869	188	0	100	
11640	8,1	0					
13080	9,1	10	1208	443	0	100	
14160	9,8	10	1191	311	0	100	
14795	10,3	11	1384	263	0	100	Konj. 18 %
M 20		10	767		0	52	
Sed		3	328				

M 20: Mittelwert aller Datensätze.

Eupl.: Ciliaten der Gattung Euplotes

Aus Tab. 27) ergibt sich eindeutig, daß:

- 1) keine markierten Bakterien von der Sedimentoberfläche während der 10 Tage aufgenommen wurden.
- 2) nach dem 4. Tag, aber vor der Temperaturerniedrigung, eine Änderung in der Zusammensetzung der Ciliatengemeinschaft stattfand. Es setzten sich Ciliaten der Gattung Euplotes (Eupl.) durch und verdrängten die übrigen Ciliaten fast vollständig.
- 3) Veränderungen im Biovolumen an die Änderung der Zusammensetzung der Ciliatengemeinschaft gebunden waren. Vor und nach dem Wechsel innerhalb der Ciliatenzusammensetzung (nach 6840 Minuten Inkubation) blieb das mittlere Individualvolumen aber nahezu konstant.
- 4) bis auf den 8. Tag immer Ciliaten in ausreichender Menge ausgewertet werden konnten.
- 5) am 5. und am 10. Tag Konjugationsstadien beobachtet wurden. Sie stellten 29 % bzw. 18 % der Ciliatenzahl.

Nach dem 10. Tag wurde die Probe geteilt. Es sollte geprüft werden, ob die vorhandenen Ciliaten überhaupt Bakterien ingestieren konnten. Ein Teil des Versuches V7 blieb als "Kontrollversuch" V7I unter Beobachtung. Im anderen Teil (V7II) wurde eine Wiederfütterung vorgenommen.

Versuch V7I) Dieser Versuch V7I wurde parallel zum Versuch V7II beprobt und diente dem späteren Vergleich, ob nicht doch nach einer längeren Inkubationszeit markierte Bakterien von den Ciliaten ingestiert werden konnten.

Tab. 28) Ergebnisse des Inkubationsversuches V7I, bei dem Ciliaten von V7 über einen längeren Zeitraum mit markiertem Sediment inkubiert wurden. Es sind zu den jeweiligen Zeitpunkten (Zeit) der Unterprobennahme die Mittelwerte aus den Messungen der Ciliaten (CZ) angegeben.

Forts. V7 Minuten	Forts.V7 Tage	Minuten (neue Zählung)	Tage (neue Zählung)	CZ N	Vol/Ind qm	Kb ± 95 %	MVZ N	Bem.
14795	10,3	0	0,0	11	1384	263	0	
15615	10,8	820	0,6	10	1206	177	0	
16200	11,3	1405	1,0	10	1640	503	0	
17040	11,8	2245	1,6	10	1250	399	0	
18495	12,8	3700	2,6	11	1121	287	0	
19930	13,8	5135	3,6	10	1052	183	0	Teilung 10 %
21575	15,0	6780	4,7	11	1062	180	0	
25680	17,8	10885	7,6	15	925	242	0	Konjugation 7 %
53490	37,1	38695	26,9	10	531	328	0	
M 9				11	1130		0	
Sed				2	290		0	

Forts. V7: Fortzählung der Zeitmessung von Versuch V7

M 9: Mittelwert aller Datensätze.

In Tab. 28) zeigt sich, daß:

- 1) trotz der sehr langen Inkubationszeit von zusammen 37 Tagen (V7 + V7I) keine Bakterien ingestiert wurden.
- 2) zu Versuchsende das Biovolumen auf 38 % des Ausgangswertes von V7I gesunken war. Es blieb jedoch, verglichen mit dem mittleren Zellvolumen bei Versuchsbeginn (V7), nahezu unverändert.
- 3) sich immer genügend Ciliaten auswerten ließen. Sogar noch bei Versuchsende, dem 37. Tag. Die Ciliaten waren somit in der Lage, auch ohne die Ingestion markierter Bakterien zu überleben.
- 4) Teilungsvorgänge (10 % der Gesamtzahl) am 13,8. Tag auftraten. Diese zeigten keine Auswirkung auf das mittlere Zellvolumen der Ciliaten.
- 5) Konjugationsstadien (7 % der Gesamtzahl) am 17,8. Tag zu bemerken waren, wobei die Exemplare beinahe durchsichtig - "leer" - zu sein schienen.

Um zu prüfen, ob bei Versuchsende die Bakterien auf den Sedimentpartikeln überhaupt noch markiert waren, wurde das Sediment wie zur Bakterienpräparation verarbeitet (s. 3.3.2). Bild 8) zeigt das Ergebnis.



Maßstab: ————— 20 μ m

Bild 8) Organische Matrix des DTAF-markierten Sediments teilweise mit Bakterien durchsetzt. Sediment nach Versuchsende (V7I) beschallt. DTAF-Färbung. Vergrößerung: 1530 x.

Die Präparation zeigte intensiv DTAF-markierte Bakterien und unter diesen auch zahlreiche recht kleine Zellen. Das unterstreicht, daß hier die Färbung der am Sediment haftenden Bakterien auch für kleine Formen ausreichend war. Wären solch intensiv markierte Bakterien von Ciliaten aufgenommen worden, hätten sie in den Nahrungsvakuolen erkennbar sein müssen. Das war aber in V7 und V7I nicht der Fall. Aus der Zählung der an den Sedimentkörnern haftenden Bakterien von Versuch V7I bzw. V7 ergab sich eine Konzentration von 2×10^8 Bakterien/g Tg. Damit wären die auf den Sedimentkörnern befindlichen Bakterien auch ihrer Menge nach ausreichend gewesen, um eine Ingestion durch die Ciliaten zu ermöglichen.

Daß unter den Ciliaten tatsächlich auch bakterivore Formen vorhanden waren, wurde mit Versuch V7II nachgewiesen.

Versuch V7II) Bei diesem parallel zu Versuch V7I beprobten Versuchsansatz wurden die Ciliaten aus V7 mit einer Bakteriensuspension wiedergefüttert. Die Ergebnisse zeigt Tab. 29).

Tab. 29) Ergebnisse des Inkubationsversuches V7II bei dem zuvor mit Sediment inkubierte Ciliaten mit einer Bakterienlösung versetzt wurden. Es sind zu den jeweiligen Zeitpunkten (Zeit) der Unterprobennahme die Mittelwerte aus den Messungen der Ciliaten (CZ) angegeben.

Fortsetzung V7		Minuten	Tage	CZ	Vol/Ind	Kb	MBZ	Kb	FLB/Cil	Kb	MBZ/1 Min	Bem.
Minuten	Tage	(neue Zählung)	(neue Zählung)	N	cm	± 95 %	N	± 95 %	N	± 95 %	N	
14675	10,2	0	0,0	10	1109	117	0	0	0,0	0,0	0	
14795	10,3	120	0,1	10	1054	130	0	0	10,2	5,5	0	
15615	10,8	940	0,7	6	1228	380	0	0	22,7	26,1	0	
16200	11,3	1525	1,1	10	1275	267	0	0	37,6	9,9	0	
x 17040	11,8	2365	1,6	13	1502	256	3,846	4,4800	38,6	10,6	0,0046	Teilung 8 %
x 18495	12,8	3820	2,7	12	1150	235	0	0	18,6	3,2	-0,0026	Konjugation 17 %
x 19930	13,8	5255	3,6	10	932	165	0	0	11,2	6,2	0	Konjugation 10 %
x 21575	15,0	6900	4,8	11	1027	219	1,727	2,1100	8,4	5,8	0,0011	Konjugation 18 %
x 23680	17,8	11005	7,6	10	1061	213	0	0	2,2	1,3	-0,0004	Konjugation 10 %
M 5				11	1134		1,115		15,803		0,001	
Sed				1	196		1,521		12,570		0,003	

M 5: Mittelwert der mit einem x gekennzeichneten Datensätze.

Fortsetzung: Fortzählung der Zeitmessung von Versuch V7

Anm.: Die Daten bei (5) wurden zur Berechnung der maximal aufgenommenen Bakterienzahl (s. S. 138) verwendet. Es wurde die mittlere Bakterienzahl/Vakuole (MBZ/Vak) der Zahl der einzeln im Ciliatenplasma sichtbaren Bakterien (FLB) gleichgesetzt.

Aus dieser Tabelle geht hervor, daß:

- 1) Bakterien an 2 Zeitpunkten in den Nahrungsvakuolen der Ciliaten sichtbar waren, am 11,8 und 15. Tag.
- 2) auffällig viele Bakterien einzeln im Ciliatenplasma erkennbar waren (FLB). Ihre Konzentration in den Nahrungsvakuolen fand scheinbar nicht statt. Die Zahl dieser Bakterien nahm zum Versuchsende ab.
- 3) eine Ingestion von Bakterien am 11,8-Tag zugleich mit einer Teilungsaktivität bei 10 % der Ciliatengemeinschaft zu beobachten war.
- 4) am 12,8- und 13,8-ten Tag keine markierten Bakterien in den ausgewerteten Ciliaten zu finden waren.
- 5) am 15. Tag nochmals eine Aufnahme von Bakterien festgestellt werden konnte, die mit dem Auftreten von Konjugationsstadien (18 %) in der Ciliatengemeinschaft zusammenfiel.
- 6) keine Volumenabnahme bei den Ciliaten zu verzeichnen war. Das durchschnittliche Biovolumen/Ciliat lag zu denselben Untersuchungszeitpunkten bei beiden Versuchen V7I und V7II gleichhoch.

Nach den Versuchsergebnissen, die in Kiel an Sedimentciliatengemeinschaften gewonnen wurden, sollen nun die Ergebnisse der in Helsingør (DK) durchgeführten Versuche vorgestellt werden. Dabei wurden ebenfalls mit DTAF gefärbte Bakterien mit den Ciliaten inkubiert.

Zunächst soll auf Ergebnisse eingegangen werden, die aus Experimenten stammen, bei denen aus dem Sandstrand vor Helsingør extrahierte Ciliatengemeinschaften verwendet wurden.

Versuch H) Die Auswertung der mit suspendierten Bakterien inkubierten benthischen Ciliatengemeinschaft ergab die in Tab. 30) gezeigten Ergebnisse.

Tab. 30) Ergebnisse des Inkubationsversuches H, bei dem aus Sandstrandsediment extrahierte Ciliaten mit einer Bakterienlösung inkubiert wurden. Es sind zu den jeweiligen Zeitpunkten (Zeit) der Unterprobennahme die Mittelwerte aus den Messungen der Ciliaten (CZ) angegeben.

Zeit Minuten	CZ N	Vol/Ind µm	MVZ N	MBZ/Vak N	FLB/Cil N	NVZ/1 Min N
12	4	5570	2,5	6	18	0,208
30	6	11487	12,5	6,5	77	0,556
60	13	11487	14,5	8	100	0,067
90	7	10443	15	5	90	0,017
120	4	10443	13,5	8	108	-0,05
M 5	7	9886	11,6	6,7	78,6	0,160
Std	3	2208	4,6	1,2	32,0	0,216

(6)

M 5: Mittelwert aller Datensätze.

Anm.: Die Daten bei (6) wurden zur Berechnung der maximal aufgenommenen Bakterienzahl (s. S. 138) verwendet. Es wurde die Differenz zwischen einzeln im Ciliatenplasma sichtbaren Bakterien und den in den Nahrungsvakuolen befindlichen Bakterien gebildet, um die mittlere Bakterienzahl/Ciliat zu erhalten.

Es ist der Tabelle 30) zu entnehmen, daß:

- 1) Bakterien sogleich (12. Minute) aufgenommen wurden.
- 2) die mittlere Bakterienzahl/Nahrungsvakuole 7 Zellen betrug.
- 3) zwischen der 12. und 30. Minute eine Verhundertfachung der mittleren Nahrungsvakuolenzahl/Ciliat eintrat.
- 4) das Biovolumen der Ciliaten konstant blieb.

Die Höhe der Werte der hier - verglichen mit den vorher vorgestellten "Fütterungsexperimenten" - erhaltenen Ergebnisse mag erstaunen. Doch kann das für die Versuchsergebnisse in Helsingør zum einen durch ein gegenüber der Ciliatengemeinschaft bei Gabelsflach verändertes Artenspektrum der Ciliaten begründet sein und zum anderen durch die unterschiedliche Art der Futterbakterien bedingt sein.

4.7.2 Ergebnisse mit Ciliatenreinkulturen (Gattung Euplotes)

Die in Helsingør an 2 Arten, Euplotes crassus (Ec) und Euplotes vannus (Ev), vorgenommenen Versuche wurden bei 20 °C und Verwendung eines Futtergemisches durchgeführt. Das Gemisch bestand aus Algen der Gattung Dunaniella (Anreicherungskultur) und Bakterien der Gattung Pseudomonas (Anreicherungskultur). Die Bakterien wurden zuvor mit DTAF markiert. Bei den "Fütterungsexperimenten" wurde mit 2 Zellkonzentrationen gearbeitet: zum einen mit gleichen Anteilen Algen- wie Bakterienzellen und einer Endkonzentration im Versuchsansatz von je 10^6 Zellen/ml (A=B), zum anderen mit einer Endkonzentration im Versuchsgefäß von 10^7 Bakterien/ml und 10^6 Algen/ml (A<B). Die Ciliaten wurden 2 Tage vor Versuchsbeginn nicht mehr gefüttert. Es zeigte sich jedoch auch hier - besonders bei der Art Euplotes vannus (Ev) - die Problematik, die Ciliaten fixiert auswerten zu können.

Die Versuchsergebnisse der Experimente mit Reinkulturen von Euplotes zeigt Tab. 31). Da in den Ciliaten die ingestierten Algen nicht exakt ausgezählt werden konnten, wurde allein die Zahl der aufgenommenen Bakterien festgehalten.

Tab. 31) Zusammenstellung der an Euplotes crassus und Euplotes vannus durchgeführten "Fütterungsexperimente". Es fanden zwei Futterkonzentrationen, gleichviel Algen wie Bakterien und 10-mal mehr Bakterien als Algen (A=B bzw. A<B), Verwendung.

Zeit Minuten	Ec A+B N	MVZ N	Kb ± 95 %	MBZ/Vak N	Kb ± 95 %	NVZ/1 Min N
2	11	0,94	0,17	3,21	0,61	0,47
5	11	1,1	0,77	2,75	0,82	0,05
10	11	3,1	0,63	2,52	0,31	0,4
30	11	4,18	0,89	4,3	0,33	0,05
M 4	11	2,33		3,195		0,243
Sd	0	1,37		0,685		0,194

Ec A+B N	MVZ N	Kb ± 95 %	MBZ/Vak N	Kb ± 95 %	NVZ/1 Min N
8	5,13	0,94	nd	nd	2,57
8	7,88	0,83	nd	nd	0,92
8	9,25	1,32	nd	nd	0,27
8	20,63	1,34	nd	nd	0,57
8	10,72				1,083
0	5,91				0,889

Zeit Minuten	Ev A+B N	MVZ N	Kb ± 95 %	MBZ/Vak N	Kb ± 95 %	NVZ/1 Min N
2	2	1,5	0,5	4	4,3	0,75
5	4	4	2,3	8	2	0,83
10	4	5	2,6	10,8	2,2	0,2
30	2	10,5	0,5	10,5	1,5	0,28
M 4	3	5,25		8,325		0,515
Sd	1	3,29		2,723		0,278

Ev A+B N	MVZ N	Kb ± 95 %	MBZ/Vak N	Kb ± 95 %	NVZ/1 Min N
4	3,5	3,1	nd	nd	1,75
6	5,2	1	nd	nd	0,57
8	11,8	2,5	nd	nd	1,32
10	17,4	2	nd	nd	0,28
7	9,48				0,980
2	5,33				0,585

Anm.: Für die Werte zur Berechnung der maximal aufgenommenen Bakterien (s. S. 138) wurden die mit den Ziffern 7 bis 0 gekennzeichneten Datensätze verwendet. Die bei Ziffer 8 und 0 fehlenden Angaben der mittleren Bakterienzahl/Vakuole (MBZ/Vak) wurden aus den entsprechenden Datensätzen bei Ziffer 7 und 9 übernommen.

Aus der Tab. 31) ergibt sich:

- 1) Alle Ciliaten nahmen Bakterien sehr schnell auf, bereits nach 2 Minuten.
- 2) Lag die Konzentration der Bakterien 10-fach höher als die der Algen ($A < B$), so resultierte eine höhere Zahl von Nahrungsvakuolen bei beiden Ciliatenarten. Ferner wurde im Fall der höheren Bakterienkonzentration eine durchschnittlich höhere Zahl neugebildeter Vakuolen/Minute erreicht.
- 3) Euplotes vannus schien, obwohl in der Zahl ausgewerteter Individuen geringer, durchweg höhere Werte als Euplotes crassus bei allen gemessenen Parametern aufzuweisen.
- 4) Es erfolgte bei allen untersuchten Futterkonzentrationen und Ciliatenarten, während der Zeitreihe, ein Anstieg der Zahl der Nahrungsvakuolen. Die mittlere Bakterienzahl/Vakuole nahm dabei ebenfalls zu.
- 5) Die Neubildung von Nahrungsvakuolen zeigte zu Versuchsbeginn die höchsten Werte.

Aus diesen Experimenten mit Ciliatenreinkulturen ist zu entnehmen, daß sich die Ciliatenarten viel gleichförmiger verhalten und viel schneller in den Experimenten eine Bakterieningestion zeigen als Sedimentciliatenpopulationen. Mit Hilfe von Experimenten mit Ciliatenarten lassen sich aber nur potentiell mögliche Aufnahmeraten - für diese Arten und unter den gewählten Kulturbedingungen - feststellen. Derartige Daten sind zur Übertragung auf die gesamte Ciliatengemeinschaft an natürlichen Standorten allenfalls unter Einschränkungen verwertbar.

Nach der Vorstellung der Einzelergebnisse soll nun vergleichend auf die Ergebnisse der mittleren und maximalen Bakterieningestion eingegangen werden. Der quantitative Aspekt ist in Tab. 32) (S. 139) dargestellt. Es sind im einzelnen folgende Parameter aufgeführt:

- die Versuchsbezeichnung (Vers.)
- die Inkubationstemperatur (Temp.)
- die Inkubationsdauer (Dauer)
- die Art der Nahrung (Nahr.), freie (SusB) oder angeheftete (SedB) Bakterien
- die Zahl der entnommenen Unterproben (Unterpr.)
- die Zahl der Unterproben, in denen markierte Ciliaten sichtbar waren (A)
- die Summe der insgesamt während der Versuchsdauer untersuchten Ciliaten (Su.)
- der gemittelte Prozentsatz der Ciliaten, die pro Unterprobe markierte Bakterien enthielten (B)
- das mittlere Biovolumen/Individuum (Biovol.) in $\mu\text{m}^3/\text{Individuum}$
- der Mittelwert der Zahl markierter Nahrungsvakuolen/Ciliat (MVZ/Ci.)
- der Mittelwert der Zahl markierter Bakterien/Nahrungsvakuole (MBZ/Vak.)
- der Mittelwert der Zahl der pro Minute neu entstehenden Nahrungsvakuolen (NVZ/1')
- die Zahl von Bakterien, die im Mittel pro Ciliat und Stunde ingestiert wird (MBZ/Ci-h)
- die Zahl von Bakterien, die maximal pro Ciliat und Stunde ingestiert wird (MBZ/Ci-h)
- das Volumenäquivalent in Prozent, das in Form von Bakterien im Mittel pro μm^3 -Ciliatenkörpervolumen und Stunde aufgenommen wird (mVol/Civol-h)
- das Volumenäquivalent in Prozent, das in Form von Bakterien maximal pro μm^3 -Ciliatenkörpervolumen und Stunde aufgenommen wird (MVol/Civol-h)

Zur Berechnung des insgesamt von den Ciliaten aufgenommenen Bakterienvolumens wurde das gemessene, mittlere Zellvolumen von $2\mu\text{m}^3$ /Bakterium (Bakteriendimension: $3-5\mu\text{m}/0,5\mu\text{m}$) zugrundegelegt. Der Grundgedanke bei der Kalkulation von Aufnahmeraten für Bakterien durch Ciliaten war, daß die Bakterienzahl in den Ciliaten von folgenden Parametern abhängig ist:

- 1.) der mittleren Anzahl der Nahrungsvakuolen
- 2.) der Anzahl der pro Zeiteinheit neugebildeten Nahrungsvakuolen
- 3.) der durchschnittlichen Anzahl der pro Vakuole vorhandenen Bakterien.

Es wurde eine Konstanz dieser Werte über 1 Stunde vorausgesetzt.

Um die aus den Experimenten VI-V7II gewonnenen Werte untereinander vergleichen zu können, wurden die Daten auf das mittlere Zellvolumen/Ciliat bezogen. Somit konnte man aus der Anzahl der pro Ciliat ingestierten Bakterien den Prozentsatz des Körpervolumens errechnen, der in 1 Stunde in Form von Bakterien aufgenommen werden kann.

Beispiel Versuch V1) (Datengrundlage):

mittlere Vakuolenzahl/Ciliat (MVZ/Cil) = 2

mittlere Bakterienzahl/Nahrungsvakuole (MBZ/Vak) = 1

mittlere Zahl neugebildeter Nahrungsvakuolen/1 min = 0,034

mittleres Zellvolumen/Ciliat = 1120 μm^3

Daraus resultiert nach Formel 14 folgende mittlere Aufnahme-
rate von Bakterien:

$$\begin{aligned} & (MVZ + (NVZ/1' \times 60')) \times MBZ/Vak = BZ /Ciliat \cdot h \quad (F 14) \\ & (2 + (0,034 \times 60)) \times 1 = 4,04 \text{ Bakterien /Ciliat} \cdot h \end{aligned}$$

Die Umrechnung der ingestierten Bakterien auf das aufgenommene
Äquivalent des Ciliatenkörpervolumens ergibt in Prozent::

$$(4,04 \times 2 \mu\text{m}^3 \times 100 \%) / 1120 \mu\text{m}^3 = 0,72 \% \text{ des Körpervolumens/h}$$

Die maximale Aufnahme-
rate für Bakterien errechnete sich mit den
entsprechenden Daten aus Versuch 1 (s. Markierung (1) bei V1) zu:

$$(4,111 + (0,092 \times 60)) \times 2,444 = 23,54 \text{ Bakterien/Ciliat} \cdot h$$

Die Umrechnung auf Prozent-Körpervolumen ergab:

$$23,54 \times 2 \mu\text{m}^3 \times 100 \% / 1099 \mu\text{m}^3 = 4,3 \% \text{ des Körpervolumens/h}$$

Diese Berechnungen wurden für sämtliche Versuche durchgeführt. Das
Ergebnis zeigt Tab. 32).

Tab. 32) Zusammenfassende Darstellung sämtlicher Ergebnisse der "Fütterungsexperimente" (Versuchsergebnisse mit Sedimentciliaten im oberen Tabellenteil, mit Ciliatenreinkulturen (Euplotes crassus, Euplotes vannus) im unteren).

Von	Temp.	Dauer	Medium	Ungef.	A	Su.	B	Alveol.	Sel	MMZ/Ci.	Sel	MMZ/Vak.	Sel	MMZ/T	Sel	MMZ N	MMZ N	MMZ %	MMZ %
°C	d			n	N	N	%	cm ³ /ml		N		N		N		/Ci h	/Ci h	/Ci h	/Ci h
V1	20	2,9	SedB	12	5 x	181	44	1120	714	2,80	1,3	1,00	0,77	0,034	0,075	4	24	0,7	4
V2	20	4,1	SedB	15	0 x	42	0	2919	3296	0		0		0		0	0	0	0
V3	20	2,9	SedB	14	3 x	216	28	907	143	3,71	1,05	1,59	0,15	0,033	0,066	11	16	4,4	9
V4	8	8,6	SedB	15	3 x	69	22	2079	1769	12,80	2,84	2,94	0,92	0,0003	0,0055	47	133	4,6	6
V5	8	8,7	SedB	14	0 x	38	0	8839	12668	0		0		0		0	0	0	0
V6	8	2,6	SedB	15	7 x	35	60	4244	7419	3,43	5,07	3		0,014	0,079	13	48	0,6	17
V7	20/8	10,3	SedB	20	0 x	198	0	767	328	0		0		0		0	0	0	0
V71	8	24,9	SedB	9	0 x	98	0	1130	290	0		0		0		0	0	0	0
V78	8	7,6	SedB	9	5 x	92	60	1134	196	1,12	1,52	15,80	12,57	0,081	0,003	19	199	3,3	21
H	20	0,08	SedB	5	5 x	51	69	9886	2208	11,60	4,4	6,70	1,20	0,016	0,216	142	3233	n.d.	n.d.
Ec AclB	20	0,021	SedB	4	4 x	44	n.d.	n.d.		2,33	1,37	3,20	0,69	0,263	0,194	54	94	n.d.	n.d.
Ec AclB	20	0,021	SedB	4	4 x	32	n.d.	n.d.		10,72	5,91	n.d.		1,083	0,889	227	478	n.d.	n.d.
Ev AclB	20	0,021	SedB	4	4 x	12	n.d.	n.d.		5,25	3,29	8,33	2,72	0,515	0,278	301	630	n.d.	n.d.
Ev AclB	20	0,021	SedB	4	4 x	28	n.d.	n.d.		9,48	5,53	n.d.		0,980	0,585	544	904	n.d.	n.d.

n.d.: Wert wurde nicht bestimmt

Die in der Berechnung (F 14) angesetzte Verdauungszeit von 1 h ist für bakterivore Ciliaten realistisch (vgl. Rassoulzadegan et al. 1988). Ebenso liegt die Neubildungsrate von Nahrungsvakuolen eher niedriger, als es in der Literatur angegeben wird. So bestimmten Hamilton und Preslan (1969) in Experimenten an - mit Bakterien gefütterten - Uronemen-Kulturen Entstehungsraten der Nahrungsvakuolen von ca. 1 Nahrungsvakuole alle 1-2 Minuten. Für die Dauer einer Verdauungszyklose bei Ciliaten gibt Nilsson (1977) ca. 1 h an. Jedoch gilt der Wert für Ciliatenkulturen der bakterivoren Gattung Tetrahymena. Für herbivore Ciliaten liegen die "Verdauungszeiten" bei 8-24 h (Rassoulzadegan et al. 1988). Da jedoch die hier ermittelten Daten sich nur auf die Aufnahme von Bakterien beziehen, wurde 1 Stunde als Verdauungszeitraum angesetzt.

Denkbar wäre es, aufgrund der niedrigen Endergebnisse der Ingestionsraten, daß eine Unterschätzung bezüglich der Aufnahmerate von Bakterien durch die Sedimentciliaten vorliegt. Jedoch scheint das unwahrscheinlich zu sein, da bei den Versuchen mit Sedimentciliaten, viele verschiedene Arten untersucht wurden so daß deren Aufnahmeraten insgesamt niedriger sein müssen als die bei bakterivoren Ciliaten in Reinkulturen.

Aus der alle Ingestionsexperimente zusammenfassenden Tabelle 32) (S. 139) läßt sich ablesen :

- 1) Ciliaten nahmen nur Bakterien auf, wenn diese nicht an Sedimentkörnern angeheftet waren. Das konnte bei separater wie auch bei alternierender Zugabe der verschiedenen Futterarten gezeigt werden. Die Bakterienaufnahme beruhte nicht auf einem Zeiteffekt (s. V7, V7I). Auch "kleine" Bakterien hätten, da sie ausreichend intensiv markiert waren (s. Bild 8) - falls sie aufgenommen worden wären - zumindest einmal in einer der Untersuchungen sichtbar sein müssen. Das war nie der Fall.
- 2) Markierte Ciliaten (A) waren in 20 % - 100 % der Unterproben festzustellen. Das könnte auf teilweise suboptimale Versuchsbedingungen, eine unzureichende Zahl auswertbarer Ciliaten oder eine rasche Erschöpfung der jeweiligen Nahrung hindeuten. Gleichzeitig kann diese Tatsache aber auch ein Hinweis darauf sein, daß sich bei Populationen aus dem Freiland keineswegs alle Ciliaten gleichförmig verhalten.
- 3) Es konnten pro Versuch (Ausnahme: Euplotes vannus, Ev A=B), immer mehr als 20 Ciliaten ausgewertet werden (Su. Ci.). Das ermöglichte eine statistische Absicherung der Ergebnisse.
- 4) Bei den Versuchen mit Sedimentciliatengemeinschaften betrug der Prozentsatz der durch DTAF-gefärbte Bakterien markierten Ciliaten (B) zwischen 22 % und 69 % der insgesamt analysierten Ciliaten (Su.). Individuen der gleichen Art schienen sich bezüglich der Aufnahme von Bakterien nicht synchron zu verhalten (vgl. Bild 6).
- 5) Das mittlere Biovolumen pro Individuum (Biovol.) war gering. Daher sprechen die Experimente vornehmlich für die Gruppe der "kleinen" Ciliaten (um $1200 \mu\text{m}^3$).
- 6) Die durchschnittliche Nahrungsvakuolenzahl pro Ciliat (MVZ/Ci.) lag zwischen 2 und 12 Vakuolen/Ciliat.
- 7) Die mittlere Bakterienzahl in den Nahrungsvakuolen (MBZ/Vak.) konnte zwischen 1 und 16 Bakterien/Vakuole schwanken.
- 8) Die durchschnittliche Zahl der pro 1 Minute neuentstehenden Nahrungsvakuolen (NVZ/1') lag zwischen 0,0003 Vakuolen/1 min und 1,1 Vakuolen/1 min. Dabei war bei 8 °C, wahrscheinlich stoffwechselbedingt, die Bildungsrate niedriger als bei 20 °C.

- 9) Die Zahl der pro Stunde ingestierten Bakterien betrug bei einer mittleren Aufnahmerate ($m\ BZ\ N/Ci \cdot h$) 4 bis 546 Zellen/Ciliat.h, bei der Berechnung der maximalen Aufnahmerate ($MBZ\ N/Ci \cdot h$) 24 bis 3233 Bakterien/Ciliat.h.
- 10) Die Ciliaten waren in der Lage, durchschnittlich zwischen 0,6 % /h und 4,6 % ihres Körpervolumens pro Stunde ($mVol\ \% /Civol \cdot h$) aufzunehmen, maximal zwischen 4 % und 21 % ($MVol\ \% /Civol \cdot h$). Die hohen Werte von 17 % und 21 % ergaben sich unter Einrechnung auch der einzeln im Ciliatenplasma vorhandenen Bakterien (FLB). Nahrungsvakuolen um sie herum konnten dabei nicht eindeutig festgestellt werden. Eine Berücksichtigung auch dieser Bakterien könnte deshalb eine Überschätzung der maximalen Ingestionsrate bei V6 und V7II bewirken.
- 11) Das Volumen der Ciliaten nahm in der Mehrzahl der Experimente gegen Versuchsende hin ab. Bei den Versuchen mit Wiederfütterung der Ciliaten (V6 und V7II) blieb es konstant und bei Versuch V7, in dessen Verlauf sich Ciliaten der Gattung Euplotes durchsetzten (V7), sowie in dem Versuch mit Sedimentciliaten vom Strand in Helsingør (VH) nahm es zu. Eine Konstanz im Zellvolumen der Ciliaten ist jedoch auch bei keiner Phagotrophie möglich. Diese Organismen vermögen längere Zeit zu hungern. Ferner können sie ihren Stoffwechsel drastisch reduzieren sowie ihre Speicherstoffe nutzen. Außerdem waren im Inkubationsmedium sicherlich neben den Futterbakterien einige wenige aus dem Sediment ausgeschwemmte, unmarkierte Fremdbakterien vorhanden, die ebenso wie vielleicht gelöste organische Verbindungen als Nahrung dienen konnten.
- 12) Bei den Versuchen mit Ciliatenreinkulturen (Euplotes) verhielten sich die Ciliaten insgesamt gesehen gleichförmiger, und es konnten positive Ergebnisse schneller und eindeutiger erzielt werden. Die Zahl von mit Bakterien markierten Nahrungsvakuolen sowie die Raten der Neubildung der Nahrungsvakuolen lag bei Experimenten mit Euplotes höher als bei Versuchen mit Sedimentciliaten. Der Mittelwert der Bakterien/Nahrungsvakuole lag bei beiden Gruppen dagegen im gleichen Wertebereich. Insgesamt betrachtet zeigten die Ciliatenreinkulturen von Euplotes höhere Werte bezüglich der Zahl ingestierter Bakterien/Ciliat.h.

Zusammengefaßt betrachtet ergeben die hier ermittelten Ergebnisse recht geringe Aufnahmeraten von Bakterien durch Sedimentciliaten. Es mag erstaunen, daß diese Daten niedriger liegen, als die von Fenchel (1987) angegebene, höchstmögliche Aufnahmerate - von 100 % des Ciliatenkörpervolumens pro Stunde. Auch Fenchel untersuchte in seinen Experimenten Kleinformen. Seine Ergebnisse beziehen sich allerdings auf Artebene und auf Ciliatenreinkulturen. Für "größere" Protozoen gibt er Aufnahmeraten von 50 % des Körpervolumens/h an. Die hier ermittelten Werte von 0,6 bis 21 % liegen, da sie für die gesamte Ciliatengemeinschaft bestimmt wurden, in einem vergleichbaren Wertebereich.

Wertet man die Daten für pelagische Protozoen von Sieburth (1984) aus dessen Tabelle 6) entsprechend dem hier angewendeten Verfahren aus (s.o), so resultieren für Bakterien ebenfalls niedrigere Ingestionswerte von 0,3 bis 3 % des Ciliatenkörpervolumens/h. Auch Rivier et al. (1985) fanden für den Ciliaten Strombidium sulcatum und den Flagellaten Pseudobodo spec. Ingestionsraten für planktische Bakterien, die zwischen 1 % und 70 % des Protozoenkörpergewichts/h lagen. Ingestionsraten für Protozoen (Flagellaten) von 30 bis > 200 Bakterien/Flagellat.h geben Davis und Sieburth (1984) an. Rassoulzadegan et al. (1988) nennen "grazing rates" für oligotriche Ciliaten von 1 bis 20 µg Kohlenstoff/Liter.d. Kemp (1988) gibt Ingestionsraten für benthische Ciliaten von 37-525 Bakterien/Ciliat.h an. All diese Angaben stimmen gut mit den hier ermittelten Daten von 4 bis 3233 Bakterien/Ciliat.h bzw. 0,6 bis 21 % des Ciliatenkörpervolumens/h überein. Von den an dieser Stelle durchgeführten Experimenten und Berechnungen ist jedenfalls anzunehmen, daß sie wohl kaum zu Überbestimmungen führten, zumal sich die gesamte Ciliatengemeinschaft im Sediment auch nicht ausschließlich allein von Bakterien ernährt.

Zur Qualität der ingestierten Bakterien ist zu sagen, daß in den hier erfolgten "Fütterungsexperimenten" vornehmlich lange Stäbchen (3-5 µm) in den Nahrungsvakuolen der Ciliaten nachgewiesen werden konnten (vgl. Bild 7). Auch Turley et. al. (1986) fanden zunächst die Präferenz, große Stäbchen zu ingestieren, bei ihren Untersuchungen an marinen Ciliaten der Gattungen Euplotes und Uronema.

Mit zunehmender Verarmung der Bakterienflora hinsichtlich solcher Formen wurden dort auch kleinere Bakterien aufgenommen.

Auch daß sich nicht alle Individuen einer Freiland-Population von Protozoen gleichförmig bei der Bakterienaufnahme verhalten (vgl. Bild 6) ist bereits bekannt. Cynar und Sieburth (1986) beschrieben dieses Phänomen bei farblosen Nanoflagellaten. Dort zeigten nach 20-minütiger Inkubation mit "fluorescent microspheres" in einem Fall 70% und bei weiteren Versuchen zwischen 20 und 30 % der untersuchten Flagellatenarten keinerlei Ingestion. Ob dieses Phänomen auf eine Neuanpassung der Protozoen an die veränderten Bedingungen hindeutet, ist nur zu vermuten. Ebenso könnten, vergleichbar mit Reaktionen während physiologischer Messungen, im Labor ungewöhnliche Reaktionen bei den Organismen aufgetreten sein (Ikeda & Skjolda 1980, Takahashi & Hiwatashi 1970). Ferner sind als Futter ungeeignete Bakterien als Ursache verminderter Ingestion denkbar (vgl. Curds & Vandyke 1966). Taylor (1978 b) gibt die Art in der Bakterien angeboten wurden - suspendiert oder festsitzend - als Grund für unterschiedliche Ingestionsleistungen an. Ferner wäre es für die Ciliaten, die keine Ingestion zeigten denkbar, daß sie ihre Speicherstoffe nutzten oder, daß eine zeitweilige Ernährung über gelöste organische, hochmolekulare Verbindungen (Sherr 1988) auftritt. Zusätzlich kann - sogar bei bakterivoren Ciliaten - unter bestimmten Laborbedingungen "Kannibalismus" auftreten (Buddenbrock 1956). Damit wäre eine vollkommene Änderung in der Ernährung ein und derselben Ciliatenart möglich.

Zusammenfassend ist festzuhalten, daß die Sedimentciliaten in der Lage waren Bakterien zu ingestieren. Allerdings nur, wenn diese im Umgebungswasser suspendiert waren. An der Oberfläche von Sedimentkörnern festhaftende Bakterien wurden nicht aufgenommen. Die Sedimentciliaten konnten zwischen 1 und 20 % ihres Körpervolumens/h in Form von Bakterien ingestieren. Ciliatenreinkulturen verhielten sich insgesamt gleichförmiger.

Im folgenden Kapitel soll geprüft werden, ob die hier bestimmten Ingestionsraten realistisch sein können; d.h., ob die Menge der aufgenommenen Bakterien ausreichend sein würde, die bei den Versuchen V1 bis V7II vorgefundene Ciliatenbiomasse zu erklären.

4.7.3 Berechnung der Bakterien-Aufnahmeraten für Ciliaten und ihre Ernährungsmöglichkeit über reine Bakteriendiät

Daß sich bestimmte Ciliatenarten allein von Bakterien ernähren und auch vermehren, ist hinlänglich bekannt (s. Gast 1983, Fenchel 1987). Bei Versuchen in dieser Richtung handelt es sich i.d.R. um Experimente mit leicht im Labor kultivierbaren Mikroorganismen etwa Tetrahymena vorax und Escherichia coli (Seto & Tazaki 1971) sowie um Experimente in Chemostaten (Ashby 1976, Scott 1985). Eine Zusammenfassung hierzu ist bei Curds und Bazin (1977) gegeben. Außerdem liegen Untersuchungen zum Filtrationsapparat und seiner Funktion bei einzelnen Ciliaten vor (Fenchel 1986, Fenchel & Jonsson 1988). Bestimmte Ciliaten können dabei mit ihren filtrierenden, mundständigen Membranstrukturen Partikel bis $0,2 \mu\text{m } \varnothing$ zurückhalten und die Partikel dabei um einen Faktor von mehreren Tausend aufkonzentrieren. Die Partikelretention liegt bei fast 100 % für bestimmte Partikelgrößen (Fenchel 1980 a, b, c). Bei natürlich vorkommenden Ciliatenpopulationen fehlen aber diesbezügliche, auf direkten Beobachtungen der Bakterieninkorporation beruhende Aussagen. Es soll an dieser Stelle geprüft werden, ob die in den "Fütterungsexperimenten" aufgenommene Bakterienmenge ausreichend ist, um die zugehörige Ciliatenbiomasse zu stellen. Dabei soll die Frage nach dem Zeitraum, in dem die Ciliaten die für sie notwendige Kohlenstoffmenge inkorporieren müßten, im Vordergrund stehen und als Bewertungskriterium für die Daten dienen. Aus den Ergebnissen der "Fütterungsexperimente" in Kiel, läßt sich bezogen auf die Sedimentciliatengemeinschaft die folgende Tabelle 33) erstellen. Sie fußt somit auf Tabelle 32). Es wurde in Tab. 33) über die im Mittel pro Stunde ingestierten Bakterienzellen pro Ciliat ($\text{mBZ/Ci} \cdot \text{h}$, s. Tab. 32) der ingestierte Bakterienkohlenstoff (BC) berechnet. Dazu wurde das mittlere Volumen der hier verfütterten Bakterien ($2 \mu\text{m}^3/\text{Zelle}$) und der Umrechnungsfaktor von Bakterienvolumen in Bakterienkohlenstoff (Gast 1983) zugrundegelegt (Formel: $\text{BZ/Ciliat} \cdot \text{h} \times 2 \mu\text{m}^3 \times 10^{-7} = \text{BC/Ciliat} \cdot \text{h}$). Für die Umwandlung des Ciliatenvolumens/Individuum in μgC wurde der Faktor $1,1 \times 10^{-7}$ verwendet (Gast 1983).

Beispielrechnung für den Versuch V1):

Ingestierte Bakterien/Ciliat·h = 4 Zellen/Ciliat·h

$4 \text{ Zellen/h} \times 2 \mu\text{m}^3/\text{Zelle} \times 10^{-7} \mu\text{gBC}/\mu\text{m}^3 = 8 \times 10^{-7} \mu\text{g BC/Ciliat}\cdot\text{h}$

Für die maximal ingestierte Bakterienzahl (MBZ/Ci·h, s. Tab. 32) wurde entsprechend verfahren.

Man erhält so für Tab. 33) die ingestierte Bakterienbiomasse und die zugehörige mittlere Biomasse eines Ciliaten aus den Versuchen V1 bis V7II, bei denen Bakterien aufgenommen wurden.

Tab. 33) Zusammenfassende Ergebnistabelle der mittleren Ciliatenbiomasse/Individuum und der durch benthische Ciliaten ingestierten Bakterienbiomasse

Versuch	Ciliatenbiomasse $\times 10^{-4} \mu\text{g CC/Ind.}$	ingestierte Bakterienbiomasse (Mittelwert; Maximum) $\times 10^{-7} \mu\text{g BC/Ciliat}\cdot\text{h}$
V1	1,12	8; 48
V3	0,51	22; 32
V4	2,08	94; 266
V6	4,24	26; 96
V7II	1,13	38; 318

Wird eine Nettowachstumseffektivität (K2-Wert) von 60 % zugrunde gelegt (vgl. Gast 1983, Sherr & Sherr 1984), kann man aus obiger Tabelle den Zeitraum der Ingestionsdauer errechnen, der notwendig wäre, um einmal die Ciliatenbiomasse eines Ciliaten zu erhalten.

Beispiel : $1,12 \times 10^{-4} \mu\text{gCC} \times 100 \% / 60 \% = 1,87 \times 10^{-4} \mu\text{gCC}$

D.h. der Ciliat müßte $1,87 \times 10^{-4} \mu\text{g Kohlenstoff}$ aufnehmen, um daraus $1,12 \times 10^{-4} \mu\text{g}$ zu bilden. Da pro Ciliat beispielsweise $8 \times 10^{-7} \mu\text{g BC}$ in 1 Stunde aufgenommen werden (s. Tab. 32, V1), müßte die Ingestion die notwendig wäre, um die zu assimilierende Biomasse von $1,87 \times 10^{-4} \mu\text{gCC}$ zu stellen, 234 h dauern ($1,87 \times 10^{-4} \mu\text{gCC} / 8 \times 10^{-7} \mu\text{gBC}$).

Die Ergebnisse nach Ausführung dieser Berechnungen zeigt Tab. 34).

Tab. 34) Assimilierte Ciliatenbiomasse und die hierfür, aufgrund der jeweils vorliegenden Bakterienbiomasse (s. Tab. 33), bei mittlerer bzw. maximaler Ingestion notwendige Zeit

Versuch	assimilierte Biomasse $\times 10^{-4}$ $\mu\text{g CC /Ind.}$	Ingestionsdauer (mittlerer; kürzester Zeitraum) Stunden (h)
V1	1,87	234; 39
V3	0,85	39; 27
V4	3,47	37; 13
V6	7,07	272; 74
V7II	1,88	50; 6

Es zeigt sich, daß die Ingestionsdauer zwischen wenigen Stunden und über 11 Tagen liegen kann. Der aus allen 12 Werten gemittelte Ingestionszeitraum beträgt 71 ± 56 h ($n=12$). Getrennt berechnet für die mittlere bzw. kürzeste Ingestionsdauer, d.h. bei mittlerer bzw. maximaler Bakterieningestion lauten die Zeiträume 115 ± 113 h ($n=6$) bzw. 27 ± 28 h ($n=6$). Somit können die Ciliatenpopulationen in durchaus realistischen Zeiträumen die zu der Bildung ihrer eigenen Biomasse notwendige Kohlenstoffmenge, in Form von Bakterien, ingestieren. Das trifft umso sicherer zu, als sich die errechneten Ingestionszeiten bei einer Ciliatenvermehrung noch verkürzen würden.

Die Zeiträume, die zur Ingestion notwendig sind, scheinen für die kürzesten Zeiten - beruhend auf maximaler Aufnahme rate - durchaus in realistischen Zeitbereichen von ca. 1 Tag zu liegen. Hierfür müßte eine über den gesamten Zeitraum andauernde, ununterbrochene Freßaktivität angenommen werden. Für die mittleren Ingestionszeiträume liegen die Werte dagegen mit rund 5 Tagen recht hoch. Das könnte auf eine Unterbestimmung der den mittleren Ingestionszeiträumen zugrundeliegenden Bakterienaufnahme raten hindeuten. Es ist jedoch zu bedenken, daß es sich bei den untersuchten Ciliaten um Freilandpopulationen handelt, die aus verschiedenen Arten zusammengesetzt sind. Bei diesen müssen sich keineswegs alle Individuen rein bakterivor ernähren. Außerdem wäre eine Nutzung weiterer Nahrungsquellen, neben Bakterien, auch während der Versuche denkbar (vgl. Sherr 1988).

Bei Zugrundelage der hier bestimmten Aufnahmeraten kann ferner die zuvor ermittelte, durchschnittliche Vermehrungszeitspanne von 1,4 Tagen (s. Kapitel 4.3) für benthische Ciliatengemeinschaften als realistisch angesehen werden.

Im folgenden sollen einige Berechnungen zeigen, ob die im Sediment vorhandenen Bakterien und dort speziell die frei beweglichen Porenwasserbakterien für die Ernährung der Sedimentciliaten ausreichend sein würden.

Da nach Erkenntnissen dieser Arbeit scheinbar der überwiegende Teil der "kleinen" Ciliaten eher suspendierte und nicht angeheftete Bakterien aufzunehmen in der Lage ist (s. 4.7), werden für die im interstitiellen Porenraum vorkommenden Ciliaten vor allem diese "freien" Porenwasserbakterien als Nahrung von entscheidender Bedeutung sein. Sofern ebenfalls die Biomasse der Porenwasserbakterien 8 % der Gesamtbiomasse oder $0,96 \mu\text{g BC/g Tg Sediment}$ ausmacht, liegt der daraus hochgerechnete Bakterienkohlenstoff (BC) unter Berücksichtigung eines Wassergehalts im Sediment von 20 % bei $7,73 \text{ BC } \mu\text{g/ml Porenwasser}$ ($0,96 \mu\text{g BC/g Tg} \times 1,61 \times 5 = 7,73 \mu\text{g BC/ml}$). Dieser Kohlenstoffwert übertrifft somit bei weitem die Mindestkonzentration an Bakterien von $0,1 \mu\text{g BC/ml}$, die für das Überleben von pelagischen Ciliaten gerade ausreichend sein soll (Gast 1983). Die BC-Menge würde im Sandsediment demnach das ca. 48-fache des Ciliatenkohlenstoffs von $0,16 \mu\text{g C/ml Porenwasser}$ betragen ($0,02 \mu\text{g CC/g Tg} \times 1,6 \times 5$), wenn man den "standing stock" betrachtet. Alle vorkommenden Ciliaten zusammen könnten, wenn sie theoretisch gesehen die alleinigen Bakterienkonsumenten wären, unter Optimalbedingungen, d.h. der Aufnahme ihres eigenen Körpervolumens/h (Fenchel 1987), die "freien" Porenwasserbakterien innerhalb von 24 h auf Null reduzieren ($2 \times 0,16 \mu\text{g CC/h} \times 24 \text{ h} = 7,68 \mu\text{g C} \approx 7,73 \mu\text{g C}$). Hier wurde davon ausgegangen, daß keine Produktion stattfindet, eine Bruttowachstumseffektivität (K1-Wert) von 50 % pro Stunde vorliegt und das Biovolumen mit dem Individu-
algewicht (spezifisches Gewicht = 1, Schönborn 1981) gleichzuset-

zen ist. Eine vollständige "Reinigung" des Porenwassers von nicht angehefteten Bakterien tritt jedoch höchstwahrscheinlich nicht auf, da die Fähigkeit Partikel im interstitiellen Wasser aufzunehmen - ebenso wie im Pelagial - (Taylor 1978 b, Banse 1982 a) konzentrationsabhängig sein wird.

Nimmt man weiter an, daß von diesen 8 % Porenwasserbakterien nur 15 % die zur Aufnahme der für phagotrophe Ciliaten erforderliche Mindestlänge von $21 \mu\text{m}$ (Fenchel 1980 a, b) aufweisen, so übertrifft selbst dieser Bakterienkohlenstoff ($1,16 \mu\text{g BC/ml}$ Porenwasser) noch ca. um das 7-fache den Ciliatenkohlenstoff. Setzt man als Kontrollrechnung die Mindestkohlenstoffkonzentration für einen Ciliaten mit $0,1 \mu\text{g BC /ml}$ an (Gast 1983) und ersetzt cm^3 durch ml, so errechnet sich die Mindestkohlenstoffmenge, die für alle bakterivoren Ciliaten im Sediment (54 % der Gesamtzahl; also 16 Ciliaten/cm^3) vorhanden sein müßte zu $1,6 \mu\text{g C/ml}$. Dieser Wert entspricht nahezu 1/5-tel der Biomasse der Porenwasserbakterien.

Diese Kohlenstoffmenge könnte bei einem K1-Wert von 50 % wenigstens 8 bakterivoren Ciliaten als Nahrungsgrundlage dienen. Bei einem vermutlich - mindestens in gleicher Höhe bestehenden - Bakterienbiomassezuwachs könnten hingegen sämtliche bakterivoren Ciliaten durch den Kohlenstoffgehalt der Porenwasserbakterien ernährt werden. Damit wäre ein Hinweis darauf gegeben, daß bakterivore Protozoen im Sediment i.d.R. keiner Nahrungslimitierung unterliegen.

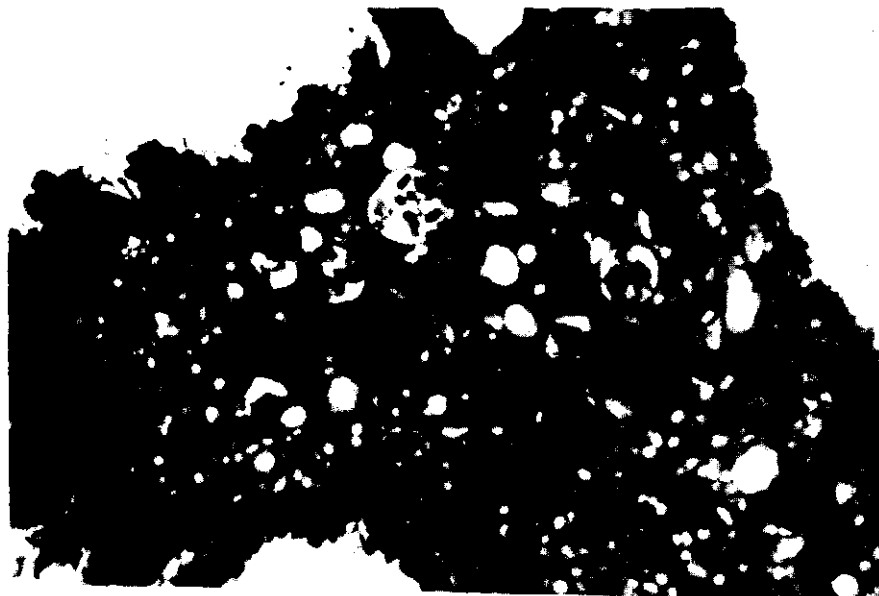
In diesem Zusammenhang wäre auch zu fragen, ob die Ciliaten nicht eher den Bakterienzuwachs als den "standing stock" beeinflussen. Daher sollen an dieser Stelle einige Berechnungen bezüglich des Wegfraßes des im Sediment bestehenden Biomassezuwachses vorgenommen werden. Würden allein für die benthische Ciliatengemeinschaft ($0,02 \mu\text{g CC/g Tg}$) die insgesamt neugebildeten Bakterien ($0,46 \mu\text{g BC/g Tg-h}$) als Nahrung in Frage kommen, ergäbe sich bei maximaler

Aufnahmerate aller vorhandenen Ciliaten ($0,02 \mu\text{g C/g Tg}\cdot\text{h}$) und dem Kl-Wert von 50 % ein Wegfraß von 8,7 % der in 1 Stunde gebildeten Sedimentbakterien. Unter der Voraussetzung, daß die 8 % Porenwasserbakterien auch nur 8 % des Zuwachses ausmachen und von diesem nur der Biomassezuwachs der 15 % an Bakterien, die $> 1,5 \mu\text{m}$ lang sind ($\approx 0,0055 \mu\text{g BC/g Tg}\cdot\text{h}$), für benthische Ciliaten relevant ist, würde allein die Ingestion dieses Bakterienzuwachses durch bakterivore Ciliaten ($0,005 \mu\text{g CC/g Tg}$) bei 182 % in 1 Stunde liegen. Das bedeutet, der Zuwachs der im Porenwasser "frei" vorkommenden Bakterien von $> 1,5 \mu\text{m}$ Länge wäre in ca. 30 Minuten von "kleinen" bakterivoren Ciliaten vollständig ingestiert. Selbst bei einer nicht maximalen Aufnahmerate von nur 10 % des Körpervolumens/h (s. 4.7) betrüge der Zeitraum für den vollständigen Wegfraß immer noch lediglich nur ca. 5 Stunden ($0,005 \mu\text{g CC/h} \times 0,1 \times 2 \text{ (Kl)} = 0,001 \text{ CC/h} \gg 0,001 \text{ CC/h} \times 100 \% / 0,0055 \mu\text{g BC/h} = 18 \%$). Für Ciliaten, die 30 % ihres Körpervolumens in Form von Bakterien ingestieren können (s. 4.8) beträgt der Zeitraum etwa 2 Stunden. Somit würden die benthischen Ciliaten den Zuwachs dieser Bakterien durchaus kontrollieren können.

Nach diesen Überlegungen könnten die benthischen Ciliaten durchaus auf die Porenwasserbakterien einwirken. Ob die aufgenommenen Bakterien in den Ciliaten in Nahrungsvakuolen eingeschlossen sind und ob die Bakterien dort auch verdaut werden, soll im nächsten Kapitel gezeigt werden.

4.8 Transmissionselektronenmikroskopische Resultate

Das Ziel der TEM-Untersuchungen war es zu prüfen, ob sich Bakterien in den Ciliaten befanden, ob diese in Nahrungsvakuolen zu finden waren und ob Anzeichen auf Verdauung bei den Bakterien zu erkennen waren. Bei Verifizierung des letzten Punktes wäre ein eindeutiger Beweis für die tatsächliche Nutzung von Bakterien als Nahrung bei diesen Ciliaten erbracht. Die beiden hierzu untersuchten Ciliaten umfaßten je einen Vertreter der Familie der Trachelocercidae ("große", omnivore Ciliaten) und der Familie der Loxodidae, wahrscheinlich der Gattung Frontonia ("mittelgroße", weitgehend herbivore Ciliaten). Vor der Präparation waren diese etwa 9 Wochen lang in Sedimentkernen, im Dunkeln, bei 5 °C gehältert worden. "Kleine" Ciliaten gelang es nicht für die TEM-Analyse zu präparieren. Zunächst sollen lichtmikroskopische Semidünnschnitte (Bilder 9 bis 11) der Ciliaten vorgestellt werden, die auf die elektronenoptischen Bilder (Bilder 12 bis 14) hinführen.



Maßstab: 20 µm

Bild 9) Semidünnschnitt durch einen Ciliaten aus der Familie der Trachelocercidae (Körperquerschnitt). Es sind neben zahlreichen, z.T. gefüllten Vakuolen auch Fetttröpfchen (F) zu erkennen. Vergrößerung: 1530 x.

Das Bild 9) zeigt den geschlossenen Plasmakörper des Trachelocerciden, in dem sich mehrere verschiedenartige Einschlüsse befinden. Es handelt sich an dieser Stelle bei den runden, teilweise ungefüllt erscheinenden Körpern um Vakuolen, mit z.T. partikulärem Inhalt, bei den blau gefärbten Körpern um Vakuolen mit eher flüssigen Inhaltsstoffen. Unter den letzteren konnten die hellblau erscheinenden Vakuolen durch den Vergleich mit Literaturangaben (Dogiel 1965) als Fetttröpfchen (F) identifiziert werden, die Ciliaten als Reservestoffe zu speichern vermögen. Daneben existieren in Ciliaten oft noch eine Vielzahl weiterer Speichervakuolen (vgl. Dogiel 1965). Solche waren jedoch in dem Trachelocerciden nicht eindeutig zu entdecken. Da die hier ebenfalls auffälligen - eher dunkelblau erscheinenden - "Tröpfchen" nicht klar einzuordnen waren, erübrigt sich eine detaillierte Interpretation. Es könnte sich vielleicht um aufkonzentrierte, partikuläre Nahrungsreste handeln.

Unter höherer Vergrößerung sind, in Bild 10, eindeutig Bakterien in den Vakuolen zu erkennen.



Maßstab: 20 μm

Bild 10) Semidünnschnitt durch einen Ciliaten aus der Familie der Trachelocercidae (Körperquerschnitt). Es sind in den Nahrungsvakuolen Bakterien (a) zu sehen, die sich im linken Bildbereich in einem bereits fortgeschrittenen Verdauungszustand befinden; erkennbar an der dunkleren Verfärbung und dem verringerten Vakuolendurchmesser. Zusätzlich sind bei (b) möglicherweise Algen- bzw. Flagellatenreste sichtbar. Vergrößerung: 1960 x.

Auch wenn Vakuolen z.T. ungefüllt erscheinen, muß das nicht notwendigerweise auf eine Bildung von leeren Nahrungsvakuolen (Curds & Vandyke 1966) hindeuten, sondern kann durch die Schnittführung begründet sein. In den Nahrungsvakuolen ist eine Vielzahl partikulärer Objekte, die Bakterien (a) darstellen, neben weiteren Strukturen (b) - möglicherweise Detritus, Algen, Flagellaten - zu erkennen. Da Nahrungsvakuolen während der Verdauungsphase Wasser verlieren und somit schrumpfen (Dogiel 1965), kann sich ihre Größe und Form verändern. Ferner treten infolge von pH-Änderungen des Vakuolenmilieus (Buddenbrock 1956) Veränderungen im Erscheinungsbild der ingestierten Nahrung auf. Das führt oftmals zu einem Dunklerwerden der Objekte und weist auf eine fortgeschrittene

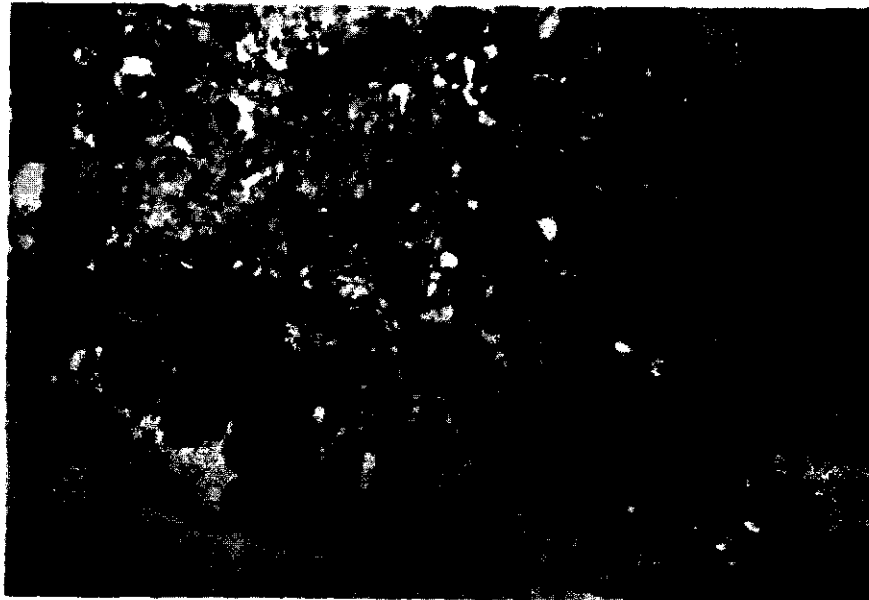
Verdauung der Strukturen hin (s. Bild 10). Die in Bild 10) in den Vakuolen eingeschlossenen Bakterien lassen noch nicht mit letzter Sicherheit einen Schluß auf den Zustand ihrer Verdauung zu. Es ist aber auf jeden Fall in den Nahrungsvakuolen eine Vielzahl verschiedener Bakterienformen vorhanden.

Im folgenden soll versucht werden, aufgrund der gesamten, hier im einzelnen nicht gezeigten photographischen Aufnahmen von Semidünnschnitten durch den Trachelocerciden zu quantitativen Aussagen bezüglich der Bakterieningestion zu kommen.

Die Fläche der Nahrungsvakuolen bedeckte im Mittel 17 % ($n=10$) der gesamten Plasmafläche des Ciliaten. Bakterien nahmen in den Nahrungsvakuolen etwa 41 % der Fläche ein und waren zahlenmäßig mit durchschnittlich 73 ± 27 Zellen/Nahrungsvakuole vorhanden. Rechnet man diese Zahlen auf das Volumen um, so sind in einem Trachelocerciden mit durchschnittlich $365000 \mu\text{m}^3$ Biovolumen ca. 7% seines Körpervolumens mit Bakterien gefüllt. Das würde bei einem mittleren Bakterienvolumen von $0,1 \mu\text{m}^3/\text{Zelle}$ der Menge von 255500 Bakterien entsprechen. Da es sich bei diesen Ciliaten um "räuberisch" lebende, omnivore Großformen handelt, die Bakterien wahrscheinlich nur als "Beinahrung" ingestieren, mag der Wert von nur 7 % nicht weiter verwundern. Errechnet man aus Bildern von Gast (1983) die entsprechenden Daten für den von ihr allein mit Bakterien gefütterten, bakterivoren Ciliaten Euplotes vannus, so ergibt sich dort ein Füllungsgrad mit Bakterien von 30 % des Körpervolumens. Der Wert würde, unter den gleichen Voraussetzungen wie oben, rund 133600 Bakterien entsprechen. Auch eigene lichtmikroskopische Beobachtungen von mit Bakterien gefütterten Ciliatenkleinformen (s. 4.8.2) führten zu der Schätzung, daß maximal ca. 1/3 des Ciliatenvolumens mit Bakterien gefüllt war.

Die Untersuchung des zweiten Ciliaten, aus der Familie der Loxodiidae, ergab im TEM ein anderes Bild. Auch hier ließen sich wiederum Fetttröpfchen (F) eindeutig und in großer Menge erkennen. Sie könnten bei dieser herbivoren Form von ingestierten und bereits verdauten Diatomeen stammen, welche Öltröpfchen enthielten. So fand Kopylov (1979) bei direkten Kohlenstoffmessungen an Ciliaten

z.T. stark erhöhte Kohlenstoff-Gehalte, die er auf die Inhaltsstoffe der Nahrung (Öl enthaltende Diatomeen) zurückführte.



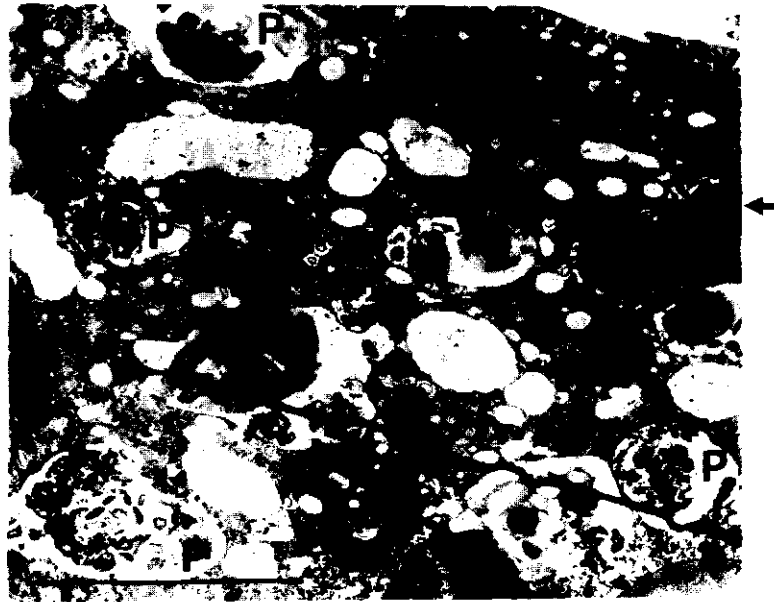
Maßstab: 20 μm

Bild 11) Semidünnschnitt durch einen Ciliaten aus der Familie der Loxodidae, wahrscheinlich Gattung Frontonia (Körperquerschnitt). Es sind keinerlei mit partikulärem Inhalt gefüllte Vakuolen oder auch Bakterien, sondern allein Fetttröpfchen (F) in großer Zahl erkennbar. Vergrößerung: 1530 x.

Auch in weiteren Semidünnschnitten durch diesen Ciliaten (Bild 11) waren keine Bakterien in Vakuolen zu sehen. Vermutete Reste von ingestierten Algen konnten nicht genau identifiziert werden. Sie müßten auch bei der langen Hälterungszeit längst vollständig verdaut gewesen sein.

Zur genaueren Untersuchung der Bakterien in den Nahrungsvakuolen und speziell, um Aussagen bezüglich des Verdauungsgrades der Bakterien machen zu können, waren Ultradünnschnitte von den Ciliaten notwendig.

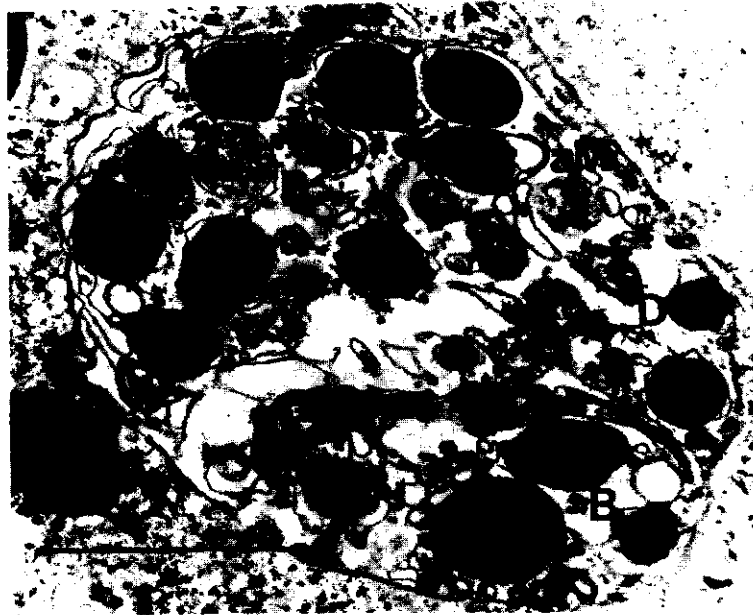
Eine Auswahl der über das TEM erhaltenen Photographien der Ciliaten wird mit den Bildern 12) bis 14) gezeigt. Diese sollen zunächst einzeln vorgestellt und im Anschluß näher beschrieben und interpretiert werden.



Maßstab: 20 μm

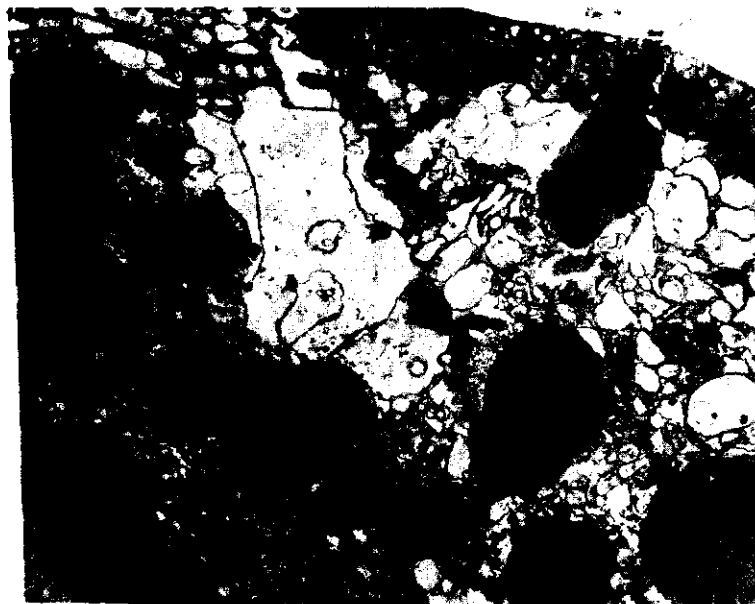
Bild 12) Ultradünnschnitt durch einen Ciliaten aus der Familie der Trachelocercidae (Körperquerschnitt). Dabei sind Fetttröpfchen (s. Pfeil) und Vakuolen mit partikulärem Inhalt (P) erkennbar.

Vergrößerung: 1900 x.



Maßstab: 4 μm

Bild 13) Ultradünnschnitt durch eine Nahrungsvakuole eines Ciliaten aus der Familie der Trachelocercidae (Körperquerschnitt). Dabei sind bei B vermutlich in Verdauung befindliche Bakterien erkennbar (weitere Erklärungen s. Text). Vergrößerung: 9500 x.



Maßstab: 20 μm

Bild 14) Ultradünnschnitt durch einen Ciliaten aus der Familie der Loxodidae, vermutlich der Gattung Frontonia (Körperquerschnitt). Es sind zahlreiche Fetttröpfchen (F) zu sehen. Vergrößerung: 1900x.

Deutlich sind in Bild 12) neben den Fetttröpfchen (Pfeil) zahlreiche Vakuolen zu erkennen. Diese können partikulären Inhalt (P) enthalten, der z. T. dunkel verfärbt ist, als Zeichen für eine fortgeschrittene Verdauung. Bei stärkerer Vergrößerung sind in den Nahrungsvakuolen Strukturen (B) auszumachen, die höchstwahrscheinlich Bakterien waren (Bild 13). Ihre eindeutige Identifizierung war nach den TEM-Präparaten nicht mit letzter Sicherheit möglich. Jedoch zeigten die Objekte starke Ähnlichkeit mit den bei Gast (1983) gezeigten TEM-Aufnahmen. Sie fütterte *Euplotes*-reinkulturen mit Bakterien und führte dann u.a. eine TEM-Analyse an den Ciliaten durch. Bei den dunkel verfärbten Objekten in den Nahrungsvakuolen sind z.T. Deformationserscheinungen (D) zu sehen. Ihre äußere Membran (aM) scheint sich teilweise abzulösen. Zusätzlich fallen lamellenartige Membranstrukturen auf, wie sie auch Gast (1983) beobachten konnte.

Aufgrund der Beobachtungen wird eine Verdauung der Bakterien in den Nahrungsvakuolen der Trachelocerciden sehr wahrscheinlich sein. Ob mit den in Bild 13) gezeigten Objekten etwa die Vorstufen der u.a. in den Semidünnschnitten sichtbaren, dunkelblau erscheinenden Vakuolen erfaßt worden waren, muß Spekulation bleiben. Bei dem herbivoren Ciliaten, vermutlich zugehörig zur Gattung Frontonia (Bild 14), sind außer den bereits erwähnten Fetttröpfchen (F) keine Ähnlichkeiten mit dem Vakuoleninhalt des Trachelocerciden festzustellen. Bakterien waren in Ultradünnschnitten durch diesen Ciliaten nicht zu sehen.

TEM-Untersuchungen von in situ gewonnenen, benthischen Ciliaten liegen kaum vor. Die wenigen Ausnahmen befassen sich mit einzelnen Strukturen und Besonderheiten in oder auf den Ciliaten. Dabei stehen die Plasmabeschaffenheit und kortikale Organellen sowie endo- und epizoische Bakterien im Vordergrund (Kovaleva & Raikov 1972, Raikov 1972, Raikov et al. 1975, Raikov 1974, Fenchel et al. 1977). Nahrungsvakuolen und ihr Inhalt blieben bei Untersuchungen an benthischen Ciliaten bisher unberücksichtigt.

Für planktische, marine Ciliaten führten Laval-Peuto et al. (1986) Ultrastrukturstudien an der Art Tontonia appendiculariformis durch. Sie fanden Mixotrophie bei diesem Ciliaten. So waren neben Nahrungsvakuolen zur selben Zeit zahlreiche Plastiden vorhanden. Dabei zeigten die Verdauungsvakuolen einen elektronenoptisch dichten, dunklen Inhalt, ähnlich wie auch die vorgestellten Bilder.

Das von Laval-Peuto et al. (1986) beschriebene Verschmelzen von Verdauungsvakuolen konnte auch bei dem hier untersuchten Trachelocerciden festgestellt werden, wie auch das "Schrumpfen" von im Verdauungsprozeß weiter fortgeschrittenen Vakuolen. Eine Egestion unverdaulichen Materials wurde hier elektronenoptisch nicht beobachtet. Laval-Peuto et al. (1986) konnten ebenfalls eine Exkretion nicht im TEM erfassen. Jedoch ist die Abgabe unverdaulicher Stoffe wahrscheinlich, wenn auch ein Ausschleusen von "fecal aggregates" bei Sedimentciliaten, wie es Stoecker (1984) für planktische Tintinnen beschreibt, unwahrscheinlich ist.

Zusammenfassend ist festzuhalten, daß von den beiden hier elektronenoptisch untersuchten Ciliaten nur der Trachelocercide Bakterien ingestiert hatte. Diese wurden in ihm sehr wahrscheinlich auch verdaut. Die in den Nahrungsvakuolen vorhandenen Bakterien machten 7 % des Körpervolumens aus. Geht man von einem Füllungsgrad mit Nahrung bei Ciliaten in Höhe von maximal 30 % des Körpervolumens aus, könnten die Bakterien ca. 25 % der gesamten Nahrungsmenge bei den omnivoren Trachelocerciden ausmachen. Das ist für diese "Großformen", die auf eine Ingestion sehr viel größerer Nahrungsobjekte ausgerichtet sind, nicht verwunderlich. Innerhalb des herbivoren Ciliaten konnten über die mikroskopische Präparation keine Bakterien nachgewiesen werden.

5. Diskussion

5.1 Die saisonale Veränderung der Ciliatenfauna bei Gabelsflach und ihre Ursachen

Die Abundanz-, Biomasse- und Produktionsänderungen der benthischen Ciliaten sind im Jahresgang bei 10 und 12 m getrennt in den Kapiteln 4.2 und 4.3 im einzelnen dargestellt. Obwohl zu den jeweiligen Beprobungstagen teilweise unterschiedlich hohe Meßergebnisse vorliegen, ähneln sich beide Stationen weitgehend im zeitlichen Verlauf der Veränderung von Ciliaten-Zahl, Biomasse und Produktion. Daher soll an dieser Stelle zusammenfassend die generell im Jahresgang auftretende Ciliatenentwicklung des Standortes vorgestellt werden sowie die sie steuernden Faktoren. Zur genauen Diskussion der Ergebnisse der "Fütterungsexperimente" und der TEM-Analysen sei auf die Kapitel 4.7 und 4.8 verwiesen.

Der Jahresgang der Ciliaten stellt sich aus den Untersuchungen von Februar 1986 bis September 1988 wie folgt dar:

Das Minimum ihrer Abundanz, Biomasse und Produktion tritt jeweils im Februar/März auf. Gleichzeitig war hier auch das Temperaturminimum zu verzeichnen (s. 4.5.1). Die geringe Temperatur von 0 bis -1 °C kann zu diesem Zeitpunkt, durch die sich stark verlängernden Generationszeiten, als Grundursache für das Ciliatenminimum angesehen werden. Verluste unter den Ciliaten, die im Winter auftreten - verursacht etwa durch Ausspülung aus dem Sediment bei Sturm oder Wegfraß der Ciliaten - können dann nicht mehr so rasch wie sonst - innerhalb von Tagen - ersetzt werden. Hiernach beginnt Ende März/Anfang April der exponentielle Anstieg der Ciliaten, der mit einem Ansteigen der Temperatur von +1 °C auf +4 °C einhergeht. Dieser Anstieg ist wahrscheinlich ursächlich auf die verbesserten Ernährungsbedingungen zurückzuführen. Sie kommen am Standort wohl weniger durch sedimentiertes Phytoplankton zustande - es war kein Anstieg im Kohlenstoffgehalt des Sedimentes festzustellen (s. 4.5.4) - sondern eher durch die zuvor erfolgte Zunahme der Bakterienbiomasse (Mitte März) und durch die zeitgleiche Zunahme des prozentualen Anteils der frei beweglichen Porenwasser-

bakterien im interstitiellen Wasser (s. 4.4). Zusätzlich wirkt sicherlich zum gleichen Zeitpunkt auch die benthische Primärproduktion auf die Ciliatenfauna ein, da das Untersuchungsgebiet sich innerhalb der euphotischen Zone befand. Die Primärproduktion konnte aber bei den Analysen der Ciliatenfauna aus Zeitgründen nicht mit erfaßt werden.

Die Zunahme der Ciliaten ist im Mai abgeschlossen. Es stellt sich ein Plateau in ihrer Zahl und Biomasse ein, das bis Ende Dezember nahezu unverändert bestehen bleibt. Die Produktion der Ciliaten steigt dagegen erst noch zu ihrem Maximum (Juli/August) an und fällt hiernach wieder ab.

Das Plateau in der Ciliatenzahl und Biomasse kann kurzfristig durch Einzelereignisse gestört werden. So kann z.B. im September bzw. im November eine Reduktion der Ciliaten durch Sturmereignisse (vgl. 4.5.2) und die damit wahrscheinlich verbundenen Sedimentverdriftungen oder auch durch Wegfraß erfolgen. Eine Ciliatenzunahme kann dagegen z.B. im August/September eintreten. Zu diesem Zeitpunkt können, etwa durch eine Durchmischung der Wassersäule, wieder günstigere Umweltbedingungen für Ciliaten entstehen. Ferner kann neue Nahrung ins Sediment eingetragen werden.

Im Anschluß an die relativ stabile Phase in der Ciliatenzahl- und Biomasseentwicklung kommt es im Januar zu einem temperatur- und möglicherweise nahrungsbedingten Rückgang. Diese leitet dann in das Minimum im Februar/März über.

Für die Sukzessionsänderung im Jahresgang benthischer Ciliaten, die temperaturgesteuert waren, konnte Scharf (1979) für den Barther Bodden (südliche Ostsee) ebenfalls im Februar die geringsten Werte feststellen. Im Mai war dort eine 10-fach höhere Ciliatenzahl vorhanden. Scharf (1979) fand ebenfalls im Sommer das Maximum der Ciliatenproduktion. Eine mit den hier angetroffenen Verhältnissen vergleichbare Dynamik und Höhe der Ciliatenabundanz konnten Fenchel (1967) sowie Hartwig (1973 b) in marinen Sandstrandgebieten zeigen. Für die Grenzschicht Wasser-Sediment stellte Reimers (1976) in der Eckernförder Bucht Abundanzen von 10 Ciliaten/cm² fest. Nach ihren Daten weisen Ciliaten dabei eine Biomasse zwischen 0,01 und 0,016 µgCC/cm² auf (angenommene Schichtdicke 1 cm). Bei dem in dieser Arbeit untersuchten oberen

Sedimenthorizont sublitoraler Mittel- bis Feinsandgebiete liegen die Abundanzwerte bei durchschnittlich 30 Ciliaten/cm³ (\approx 20 Ciliaten/g Tg), also um den Faktor 3 höher. Die mittlere Ciliatenbiomasse bei Gabelsflach ist mit 0,032 μ gCC/cm³ ca. 2- bis 3-mal so hoch wie die der Eckernförder Bucht.

Die zusätzlich untersuchten Umweltparameter haben keinen dauerhaften Einfluß auf die Ciliaten, der sich in ihrer Abundanz, Biomasse und Produktion niederschlägt.

Unter den kurzfristig auf die Ciliatenfauna einwirkenden Faktoren können besonders Sedimentumlagerungen eine starke Reduktion bewirken (Bock 1951, Scharf 1979). Ebenso sind saisonal auftretende anoxische Redoxverhältnisse in der Lage, die Zahl und Biomasse zu vermindern (Goulder 1971). Finlay (1982) gibt für das Sediment eines Süßwassersees eine Verringerung in der Ciliatenabundanz um das 4-fache und in ihrer Biomasse um das 22-fache an. Ob im marinen Bereich bei einer Zunahme der anoxischen Verhältnisse im Sediment die Ciliaten in die noch oxische Wassersäule ausweichen, wie es von Finlay (1982) in einem See beobachtet wurde, ist zweifelhaft. Eigene Versuche, die Ciliaten aus dem Sediment vom Standort auszutreiben, indem man dieses unter Luftabschluß anoxisch werden ließ, schlugen fehl. Somit müßten sich benthische Ciliaten, um bei anoxischen Verhältnissen überleben zu können, entweder mit ihrer Atmung an die veränderten Bedingungen anpassen (vgl. Finlay et al. 1983) oder in Nachbargebiete abwandern.

Wanderungen im Sediment führen benthische Ciliaten im interstitiellen Porenraum mariner Sedimente jederzeit aus. Sie sind nach Burkovsky et al. (1982) nahrungsbedingt. Diese Tatsache, verbunden mit der großen Beweglichkeit, der hohen Schwimmgeschwindigkeit (Nakatani 1970, Fenchel & Finlay 1984) und dem potentiell hohen Reproduktionspotential sind sicherlich die Gründe für die sehr heterogene Verteilung der Ciliatenzahl in Sandsedimenten (s. 4, vgl. Taylor & Berger 1980).

Benthische Ciliaten sind aber - als nicht bioturbate Faunengruppe - vor allem auf das Vorhandensein eines ausreichenden Lückensystems im Sediment angewiesen (vgl. Carey & Maeda 1985). Ein solches Porensystem ist ab einer Wassertiefe von ca. 18 m in der

Kieler Bucht i. d. R. nicht mehr gegeben. Ferner fehlt es im schlickigen Sediment von Förden mit Schwebstofffracht, wie Bock (1960) für Teile der Schlei zeigen konnte. Hierbei kommt als weiterer Faktor - damit verbunden und indirekt wirksam - der Gehalt an organischer Substanz hinzu, der nach Carey und Maeda (1985) bei Werten von weniger als 1 % des Sedimenttrockengewichts, aufgrund des Zusammenspiels von Detritusablagerung und Wellenbewegung, die größte Ciliatendiversität ermöglicht. Der Befund des Zusammenhangs zwischen geringem Kohlenstoffgehalt und hohen Ciliatenwerten konnte, durch die eigenen Meßergebnisse, auch für die Ciliatenbiomasse bestätigt werden (s. 4.5.4).

Insgesamt betrachtet können benthische Ciliaten kurzfristig eintretende Reduktionen ihrer Zahl und Biomasse schnell wieder ausgleichen. Das kann zum einen über Wiederbesiedlung aus Nachbarstandorten erfolgen (Azovsky 1988) oder durch die Reproduktionsrate der verbliebenen Organismen (vgl. 4.3). Die Einwanderung und die Reproduktion der Ciliaten kann in einen Gleichgewichtszustand münden, der nach Schoener (1983) durch einen sehr hohen relativen "turnover" der wechselseitigen Artenzusammensetzung über das Jahr gekennzeichnet ist. Das Äquilibrium stellt sich wahrscheinlich über den Wegfraß von Ciliaten durch die Metazoen ein. Es wird nach Azovsky (1988) für den Parameter Ciliatendichte bereits im Frühjahr erreicht. Das konnte durch die eigenen Ergebnisse bestätigt werden. Der Zeitpunkt lag hierfür bei Gabelsflach im Mai. Für die Artenzahl soll hingegen das Äquilibrium erst im Spätsommer eintreten (Azovsky 1988).

Die Zusammensetzung der Ciliatenfauna erwies sich am Standort als weitgehend konstant, wenn auch zu berücksichtigen ist, daß keine exakte Artenanalyse erfolgen konnte. Ebenso konnte Bock (1960) in Sedimenten der Schlei nahezu die gleichen Arten im Sommer wie im Frühjahr oder Herbst feststellen. Dieser Umstand wird sicherlich auch durch die Inhomogenität in der Struktur mariner Sedimente (Schwinghamer et al. 1986) unterstützt. Dort wird, durch unterschiedlich ausgeprägte Mikrohabitate, ein räumlich dichtes Nebeneinander etwa verschiedener Redoxbedingungen zeitgleich möglich. Die hier ermittelte Artendiversität könnte zusätzlich ein Indiz

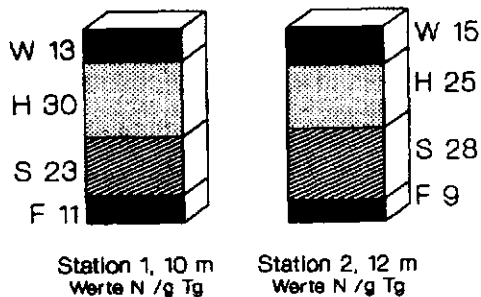
für ein lang bestehendes und sich im Gleichgewicht befindliches "Ciliaten-Ökosystem" sein, was sich nach Odum (1980) durch eine hohe Artendiversität, aber eine geringe Artendichte, auszeichnet.

Weitgehend alle der hier gefundenen Ciliatenarten bzw. Typi sind bereits durch Arbeiten von Bock (1951) oder Kahl (1935) für das Gebiet Gabelsflach bzw. die Ostsee bekannt. Auch ein Vergleich mit Angaben von Hartwig (1974) unterstreicht, daß die gefundenen Ciliaten im Bereich der Kieler Förde bzw. der Ostsee regelmäßig vorkommen. Die Ciliatenbiozönose entspricht nach ihrem Artenbild überwiegend der bei Fenchel (1969) beschriebenen, sublitoralen Sandmikrobiozönose. Sie ist durch eine Vielzahl von Formen mit unterschiedlichen Nahrungsansprüchen gekennzeichnet. "Schlanke Großformen" sind dabei besonders auffällig und gehören, aufgrund der Verhältnisse ihres Zellkerns, zu den sog. primitiven, sich räuberisch ernährenden Ciliaten (s. Corliss & Hartwig 1977), während "kleine" Arten eher zu den bakterivoren Formen zu rechnen sind.

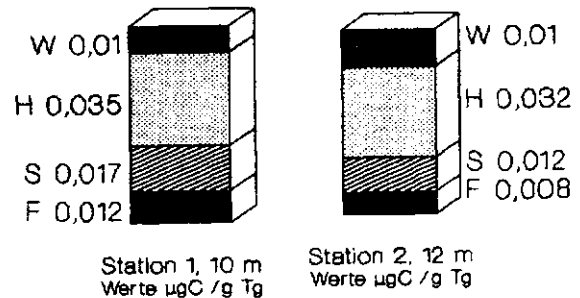
Beide hier untersuchten Stationen, Gabelsflach 10 und 12 m, ähneln sich in ihrer Bodenmorphologie und ihrer Sedimentstruktur (vgl. 4.5.4). Die 12 m Station scheint jedoch nicht so gut für Ciliaten als dauerhafter Lebensraum geeignet zu sein, wie die sehr häufigen Abundanzschwankungen im Jahresgang verdeutlichen (s. 4.2). Vielleicht steht dies mit dem feinkörnigeren Sediment bei Station 2 und der höheren Wassertiefe in Zusammenhang.

Stellt man beide Stationen in einem saisonalen Vergleich hinsichtlich ihrer Zahl und Biomasse gegenüber, so liegen die Werte zu den jeweiligen Jahreszeiten jedoch nahezu gleichhoch (Abb. 31 a, b). Auch ein Vergleich hinsichtlich ihrer Zahl und Biomasse, getrennt nach hohen und niedrigen Temperaturbereichen, ergibt gleichhohe Werte bei beiden Stationen (Abb. 31 d). Es sind somit weder in der Artenzusammensetzung, noch in der Ciliatenabundanz oder der Biomasse Unterschiede bei Sandsediment aus 10 und 12 m Wassertiefe, bei Gabelsflach, festzustellen. Aufgrund dieser Tatsache wird auch die Biomasseproduktion der Ciliaten für beide Stationen gemeinsam in Abb. 31 c) und d) dargestellt.

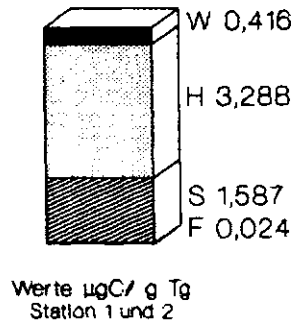
a) Abundanzvergleich der Ciliaten für die einzelnen Jahreszeiten



b) Biomassevergleich der Ciliaten für die einzelnen Jahreszeiten



c) Vergleich der Biomasseproduktion der Ciliatengemeinschaft zu den Jahreszeiten



d) Vergleich von Zahl, Biomasse und Produktion benthischer Ciliaten vs Temperaturbereich

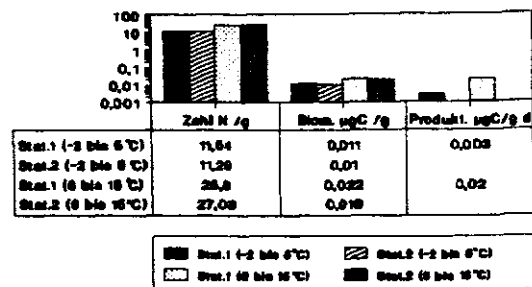


Abb.31) Saisonaler Vergleich der Ciliatenparameter bei 10- und 12-m für Gabelsflach auf der Basis von Abundanz (a) und Biomasse (b); getrennt nach Jahreszeiten gezeigt. Zusätzlich wurden diese Parameter nach hohen und niedrigen Temperaturen (d) aufgegliedert (Zeitraum 2,5 Jahre). Ferner wird für beide Stationen gemeinsam die jeweilige Produktion (c, d) dargestellt. Beide Stationen sind bezüglich der Höhe ihrer Ergebnisse fast gleich (F: Frühjahr 20.3.- 30.4. \approx 40 d; S: Sommer 1.5.- 31.8. \approx 125 d; H: Herbst 1.9.- 31.12. \approx 120 d; W: Winter 1.1.- 19.3. \approx 80 d; d: Tag).

Betrachtet man nun die einzelnen Jahreszeiten genauer bezüglich der Veränderungen im Kohlenstoffhaushalt der Bakterien und Ciliaten, ergeben sich die beiden folgenden Tabellen. Dabei soll

zunächst eine Gegenüberstellung des jahreszeitlich aufgeschlüsselten Bakterienzuwachses und der Ciliatenproduktion vorgenommen werden (Tab. 35). Anschließend wird der tägliche Biomassezuwachs beschrieben (Tab. 36).

Tab.35) Jahreszeitlicher Vergleich des Bakterienzuwachses sowie der Ciliatenproduktion pro Jahreszeit im Sandsediment

Jahreszeit	BAKTERIEN	CILIATEN
	Biomassezuwachs $\mu\text{g BC/cm}^2\text{-Jahresz.}$	Biomasseproduktion $\mu\text{g CC/g Tg-Jahreszeit}$
Frühjahr	870 (24%)	0,024 (0,5%)
Sommer	1000 (27%)	1,590 (29,9%)
Herbst	1650 (45%)	3,290 (61,8%)
Winter	160 (4%)	0,420 (7,8%)

Angaben in Kohlenstoff (C)

Eine Betrachtung der Absolutwerte soll zugunsten der Prozentangaben unterbleiben, da es sich bei den Bakterienwerten um Daten für ein "hypothetisch" - aus Meßwerten verschiedener Wassertiefen und Sedimenttypen - zusammengefügtes Sandsediment (s. 4.4) handelt. Es sei an dieser Stelle allein angemerkt, daß die Bakterienwerte die Werte der Ciliaten um ca. das 500-fache übertreffen.

Aus Tab. 35) ergibt sich, daß das jeweilige Maximum bei beiden Gruppen im Herbst (Dauer ca. 120 Tage) liegt. Der Zuwachs bei den Bakterien ist im Frühjahr (Dauer ca. 40 Tage) und im Sommer (Dauer ca. 125 Tage) etwa um die Hälfte geringer, während sich im Winter (Dauer ca. 80 Tage) ein deutliches Minimum einstellt. Bei den benthischen Ciliaten gelten analoge Aussagen nur für den Sommer. Das Frühjahr weist dagegen für die Ciliaten ein deutliches Minimum auf. Es wird sogar um eine Größenordnung von dem ebenfalls niedrigen Winterwert übertroffen.

Die Verhältnisswerte des Biomasse-Zuwachses für Bakterien verhalten sich zueinander (F : S : H : W) wie 6 : 7 : 11 : 1. Für die Ciliaten lauten die entsprechenden Verhältnisse 1 : 60 : 124 : 16. Damit würde auf das Minimum der Zuwachses an Bakterien das Minimum der Ciliatenproduktion folgen, was auf einen zwischen beiden Gruppen bestehenden Zusammenhang hindeuten könnte.

Wenn die Sedimentciliaten ausschließlich auf den Bakterienzuwachs als Nahrung angewiesen sein würden, könnten sie somit zum Ende des

Winters nahrungslimitiert sein. Dabei wäre es möglich, daß die Ciliatenpopulationen in ihrem Teilungsgeschehen durch Hunger synchronisiert werden (Cameron & Jetter 1970) und erst wieder bei ausreichend vorhandener Nahrung regulierend auf diese einwirken würden. Somit könnte allein im Frühjahr ein sichtbarer Effekt zwischen Bakterien und Ciliaten zu beobachten sein, bis dieser - infolge der nachlassenden Synchronisation der Organismen - nicht mehr so deutlich zutage tritt (vgl. Kapitel 4.6).

Berücksichtigt man, daß die einzelnen Jahreszeiten eine unterschiedliche Anzahl an Tagen umfassten (Frühjahr 40 Tage, Sommer 125 Tage, Herbst 120 Tage, Winter 80 Tage) und vergleicht die Werte aus Tab. 35) auf der Basis pro Tag, so resultiert Tab. 36).

Tab. 36) Vergleich der Bakterienzuwachswerte und der Ciliatenproduktionsdaten pro Tag sowie ihrer mittleren Biomasse für die einzelnen Jahreszeiten (Sandsediment 10-12 m)

	BAKTERIEN		CILIATEN	
	Biomasse µg BC/g Tg	Zuwachs µg BC/g Tg·d	Biomasse µg CC/g Tg	Produktion µg CC/g Tg·d
Frühjahr	9 (17,7%)	13,7 (47,9%)	0,009 (11,4%)	0,001 (2%)
Sommer	17 (33,3%)	5,0 (17,5%)	0,019 (24,1%)	0,013 (28%)
Herbst	15 (29,4%)	8,7 (30,4%)	0,040 (50,6%)	0,027 (59%)
Winter	10 (19,6%)	1,2 (4,2%)	0,011 (13,9%)	0,005 (11%)

Angaben in Kohlenstoff (C)

Diese Tabelle verdeutlicht, daß der Schwerpunkt des Bakterienzuwachses/d im Frühjahr liegt, und das trotz des geringen Beitrages dieser Jahreszeit zum gesamten Jahr. Er unterstreicht jedoch auch den hohen Biomasseverlust im Frühjahr, bei dem 34 % der täglich entstandenen Bakterienbiomasse dem System auch wieder täglich entnommen werden müßten, da es zu keiner Akkumulation kommt. Ein Vergleich mit den Ciliaten zu dieser Zeit ergibt dort keine erhöhte Nettobiomasseproduktion. Das könnte darauf hindeuten, daß im Frühjahr vornehmlich andere Faktoren als benthische Ciliaten den Biomasserückgang der Sedimentbakterien bewirken oder jene ihrerseits einer sehr starken Reduktion unterliegen. Andererseits wäre es denkbar, daß diese Ciliaten im Frühjahr weniger Energie in die Biomasseproduktion als sonst investieren und mehr in ihre

Respiration. So fanden Hamburger und Zeuthen (1970) in Laborversuchen mit Tetrahymena nach einer Hungerperiode von einer Stunde eine auf 30 % reduzierte Respirationsrate der Ciliaten. Diese Rate zeigte nach Wiederfütterung rasch eine Verdoppelung. Daß Ciliaten oft mehrere 100-Stunden zu hungern vermögen, haben Untersuchungen von Jackson und Berger (1984) gezeigt. Sie erklärten Unterschiede in der Überlebensdauer mit der unterschiedlich hohen, gewichtsspezifischen Atmungsrate und der relativen Beweglichkeit der Arten sowie der Temperatur.

Der in Tab. 36) gezeigte "Produktionsschwerpunkt" der Sedimentbakterien - nach dem Beginn der neuen Primärproduktionsphase (Frühjahr) - könnte im Jahr eine Art "Energie- und Biomassedepot" für die weiteren trophischen Ebenen darstellen, die darauf - wie z.B. Ciliaten - im Sommer ihre eigene Biomasse aufbauen können. Die Ciliaten zeigten ihren Produktionsschwerpunkt im Sommer und Herbst. Der Bakterienzuwachs von $13,7 \mu\text{gBC} / \text{cm}^2 \cdot \text{d}$ im Frühjahr würde bedeuten, daß sich die vorhandene bakterielle Biomasse von $9 \mu\text{g BC/g Tg}$ ca. 1,5-mal am Tag teilen müßte, um den obigen Zuwachs/d zu erreichen; also rund eine Verdopplung alle 16 Stunden. Oder anders ausgedrückt: der tägliche Zuwachs würde 16 Stunden benötigen, um die Höhe des "standing stock" 1-mal zu erreichen. Diese Berechnungen gelten nur unter der Vernachlässigung des Biomasseverlustes, d.h., wenn die Mortalität der Bakterien gleich Null ist und wenn die gesamte Bakterienbiomasse sich auch in einem aktiven Zustand befindet. Bei nur 30 % aktiver bakterieller Biomasse müßten 2,3 Verdopplungen pro Tag oder eine Teilung alle 10 Stunden resultieren.

Die hier für Bakterien errechneten Zahlenwerte liegen durchaus im Bereich der bei natürlichen Bakterienpopulationen festgestellten Verdopplungszeiten (Newell & Christian 1981, Lovell & Konopka 1985), wobei sicherlich Unterschiede zwischen angehefteten und freien, "großen" und "kleinen" Bakterien bestehen (Simon 1988). Nach Bott et al. (1984) tritt bei Veränderungen innerhalb benthischer Bakterienpopulationen zunächst eine physiologische Umstellung ein. Diese Reaktion erfolgte ca. 2,5-mal schneller, als die der Zellzahl.

Eine kurze Verdopplungszeit der Bakterienpopulationen könnte auf eine vermehrte Teilungsaktivität der vorhandenen Zellen oder auf eine vermehrte Zahl an aktiven Bakterien im Sediment zurückzuführen sein. In einer Wassertiefe von 10-12 m wird die Aktivität der Bakterien im Frühjahr wohl vornehmlich infolge der lichtabhängigen Reaktion der benthischen Primärproduktion stimuliert und weniger infolge sedimentierter "Phytoplanktonblüten".

Über die benthische Primärproduktion liegen jedoch für den Standort Gabelsflach keinerlei Untersuchungsergebnisse vor. Das Mikrophytobenthos kann aber nach Wasmund (1986) 4,5 % der Nettoprimärproduktion des Phytoplanktons ausmachen und der benthogene Phyto-detritus eine Energiequelle für Sekundärproduzenten darstellen (Nagel et al. 1973). Daß Ciliaten in der Lage sind, Algen aufzunehmen, ist hinreichend bekannt (Fenchel 1969, Goulder 1973, Repak 1983). In manchen Lebensräumen stellen strikt herbivore Formen sogar rund 60 % der Gesamtciliaten (Giesy 1980). Burkovsky et al. (1980) konnten zeigen, daß marine, herbivore Sedimentciliaten bezüglich ihrer Nahrung spezialisiert sind. Die Nahrung bestimmte dort die Zusammensetzung der Ciliatengemeinschaft und diese wiederum die Futterdichte.

Im Untersuchungsgebiet bilden überwiegend herbivore Ciliaten durchschnittlich 30 % der Gesamtzahl. Sie müßten bei einer täglichen Futteraufnahme von 0,001 $\mu\text{g C/Individuum-d}$ (Admiraal et al. 1983), entsprechend bei Gabelsflach, 0,006 $\mu\text{gC/g Tg-d}$ in Form von herbivorer Nahrung aufnehmen; ein Wert, der wahrscheinlich jederzeit durch das Mikrophytobenthos am Standort produziert werden kann (vgl. Karg 1979). Zusätzlich müßte auch die benthische Vegetation am Standort berücksichtigt werden, die nach Untersuchungen von Mow-Robinson und Rheinheimer (1985) einen wichtigen Einfluß auf die Zahl saprophytischer Bakterien sowie spezialisierter Bakteriengruppen ausübt.

Im Sommer würde sich bei den Sedimentbakterien (s. Tab. 36) eine Teilung - vermutlich mangels für Bakterien verwertbarer Nahrung - nur alle 3,4 Tage ereignen. Im Herbst wäre das - durch die erneute Nahrungszufuhr und Veränderungen innerhalb der Wassersäule (Durchmischung) - alle 1,7 Tage der Fall und im Winter - vermutlich

infolge der niedrigen Temperatur und eventuell durch Nahrungsmangel - alle 8,3 Tage. Dadurch müßte sich der Bakterienkohlenstoff im Sediment akkumulieren. Dieses ist jedoch nicht der Fall. Mortalität und Produktion werden sich somit die Waage halten. Servais et al. (1985) geben Mortalitätsraten für Bakterien von 24 - 72 % pro Stunde an, wovon das "grazing" 0 - 50 % pro Stunde ausmacht. Auch Pace (1988) gibt als Kontrollmechanismus, auf der Basis von Tagen, für das bakterielle Wachstum Wegfraß und Parasitismus als die entscheidenden Faktoren an.

Die Ciliaten ihrerseits würden auf die Nahrungsgrundlage in Form von Bakterien etwa einen Monat zeitversetzt reagieren können (s. 4.6). Dabei mag es verwundern, daß sich aus Tab. 36) die längsten "Generationszeiten" der Ciliatengemeinschaft - mit 9 Tagen ($0,009 \mu\text{g CC/g Tg} : 0,001 \mu\text{gCC/g Tg-d}$) - für das Frühjahr ergeben, in das der exponentielle Anstieg der Ciliatenzahl (s. 4. 2) fällt. Aus der Berechnung der "Generationszeiten" der Ciliaten (s. 4.3) ergaben sich auch ebenso für den Bereich März/April derartige Werte in Höhe von 1-2 Wochen. Diese Zeiten sind ausreichend, um von April an, durch einen exponentiellen Anstieg, die Ciliatenzahl auf das Zellzahlplateau im Mai ansteigen zu lassen. Für den Sommer und den Herbst resultieren aus Tab. 36 Verdopplungszeiten von 1,5 Tagen, die mit den Daten aus Kapitel 4.3 gut übereinstimmen. Der Winter zeigt bei dieser Berechnung ungewöhnlich niedrige Verdopplungswerte mit nur 2 Tagen, die von den Berechnungen in Kapitel 4.3 um das 2-bis 25-fache divergieren. Wenn die hier (Tab. 36) errechneten niedrigen Werte zutreffen würden, müßte der Biomasseverlust der Sedimentciliaten gerade im Winter sehr groß sein oder es müßten, wie oben bereits angesprochen, die Populationen zu diesem Zeitpunkt doch einer Nahrungslimitierung unterliegen.

Aus den Ergebnissen der Jahresproduktion und der durchschnittlichen Biomasse (vgl. Abb. 30) resultiert eine relativ hohe Produktion bei geringer Biomasse für benthische Ciliaten. Der erstmalig für diese Organismengruppe bestimmte Quotient ergibt einen P/B-Wert von 260. Bei den folgenden, der Fachliteratur entnommenen P/B-Werten, die mit Ausnahme der Angaben von Burkill (1982) und Schönborn (1977, 1981) erst aus den Werten dort errechnet wurden, fand bei den Produktionsformeln, die diese Autoren verwendeten,

eine Berücksichtigung der Elimination (s. 4.3) keinen Eingang. Es handelt sich damit bei den Literaturdaten eher um maximal mögliche Zuwachswerte der Ciliaten als um echte Produktionsdaten. Nach Angaben von Scharf (1979) liegt im Barther Bodden eine im Jahr produzierte Ciliatenbiomasse (Feuchtgewicht) von $876,85 \text{ g/m}^2$ mit einer mittleren Ciliatenbiomasse von $5,82 \text{ g/m}^2$ (Feuchtgewicht) vor. Daraus resultiert ein P/B-Wert von 150. Aus P/B-Werten, die von Finlay (1978) pro Tag angegeben sind, und die auf Untersuchungen einer pelagischen Ciliatengemeinschaft eines eutrophen Sees beruhten, lassen sich nach Summation der Ergebnisse für zwei Jahre getrennt die P/B-Angaben von 191 bzw. 222 errechnen. Burkill (1982) gibt dagegen einen sehr niedrigen P/B-Wert von nur 15 an. Er ermittelte den Quotienten an pelagischen, nackten Ciliaten, welche $6,88 \mu\text{gCC/l}$ im Jahr produzierten und eine mittlere Ciliatenbiomasse von $0,446 \mu\text{gCC/l}$ (ohne Meßwerte vom Juli und Dezember) besaßen. Er weist auf die aus seinen Werten resultierende, extrem lange mittlere "Generationszeit" von 24 Tagen hin. Auch ihm schien dieses Zeitintervall unzutreffend hoch zu sein, zumal er relativ kleine Ciliaten mit kurzer Verdopplungszeit untersuchte. Schönborn (1977) ermittelte für Ciliaten im Aufwuchs der Saale einen P/B-Wert von 58. Ferner bestimmte er (Schönborn 1981) den P/B-Wert von Ciliaten eines Baches zu 195. Das Gros der P/B-Vergleichswerte aus der Literatur liegt demnach bei etwa 200. Dies entspricht ausreichend gut dem hier ermittelten Wert von 260.

Diese P/B-Werte rücken die hier untersuchten Protozoen jedenfalls weit ab von Werten, die für Meiofauna ($\text{P/B} = 13$) oder Mikroalgen ($\text{P/B} = 24$) bzw. an Makrofauna ($\text{P/B} = 2$) bestimmt wurden (Schwinghamer et al. 1986). Sie tendieren eher zu den für Bakterien errechneten Werten von $\text{P/B} = 292$ (Schwinghamer et al. 1986). Damit wird eine mögliche Sonderstellung der Ciliaten innerhalb der Eukaryonten unterstrichen. Die produktionsbiologischen Leistungen der Ciliaten wären also mit denen von Prokaryonten vergleichbar.

Die hohen Leistungen bei einer Reduktion der Biomasseproduktion der benthischen Ciliaten machen sich am Standort jedoch nur in einem raschen Ausgleich der Zahl und Biomasse bemerkbar. Zu einer Anreicherung der Ciliatenbiomasse kommt es im Sediment nicht. Das

bedeutet, daß Produktion und Elimination sich nahezu die Waage halten. Für die Elimination ist neben den oben erwähnten abiotischen Wirkgrößen aber auch der Wegfraß verantwortlich. Er kann durch Metazoen und Protozoen selbst erfolgen. Eine Analyse der Makro- und Meiofauna konnte bei Gabelsflach selbst nicht durchgeführt werden. Jedoch untersuchte Brey (1988) die Makrofauna dort. Er fand neben Mollusken vor allem Polychaeten vor. Unter den Polychaeten zeigten Exemplare der Gattung *Nephtys* in ihrem Darminhalt "gregarinenähnliche Einzeller" (Brey 1988). Es handelt sich aber mit hoher Wahrscheinlichkeit nicht um Darmparasiten (Brey 1988), sondern eher um Vertreter der Ciliatenfamilie der Trachelocerciden, welche als Nahrung aufgenommen worden waren. Ferner kam nach Brey (1988) der Polychaet *Arenicola* am Standort vor, der ca. 10 Gramm Sediment/Individuum · Tag umsetzt (Brey 1988). Dieser Polychaet würde somit auch die im Sediment enthaltenen Ciliaten aufnehmen. Ob eine Verdauung der Protozoen erfolgt, ist unbekannt. Ebenso werden sicherlich Muscheln (vgl. Lopez & Holopainen 1987) und der teilweise am Standort in dichten Kolonien vorkommende Polychaet *Pygospio elegans* in der Lage sein, Mikroorganismen zu ingestieren.

Die Makrofauna wird jedoch nicht nur über ihren Wegfraß einen reduzierenden Einfluß auf die Ciliaten und Bakterien ausüben, sondern vielmehr diese zeitgleich auch zur Produktion stimulieren können. Ferner bewirkt sie einen sog. Gardening-Effekt für Mikroorganismen (Alongi & Tietjen 1980, Eckman 1985, Aller & Aller 1986).

Für die Gruppe der kleinen Metazoen (Meiofauna - allerdings ohne Berücksichtigung der Turbellaria und Gastrotricha) existiert von Scheibel (1972) ein Jahresgang für das Gabelsflach. Nach seinen Ergebnissen bilden Nematoden mit durchschnittlich 72 % und Harpacticiden mit durchschnittlich 19 % den Hauptteil der Meiofauna. Diese ist, je nach Jahreszeit, mit 9 bis 70 Individuen/cm³ vertreten (vgl. Scheibel 1972). Einen Nachweis der Ingestion von Ciliaten durch Nematoden gibt es nicht. Sie sind jedoch in der Lage, Bakterien aufzunehmen. Als Ingestionsraten von Bakterien geben Bouwman et al. (1984) für 3 Nematodenarten des Ems-Ästuars Werte von 330, 470 bzw. 1630 Zellen/Nematode · h an. Übertragen auf das

Gebiet bei Gabelsflach könnten die dort vorhandenen Nematoden maximal $1,5 \times 10^6$ Bakterien/cm²·d ingestieren.

Das entspräche bei $1,2 \times 10^{-8}$ µg Bakterienkohlenstoff/Bakterium (4.4) einer Kohlenstoffmenge von 0,018 µg BC/cm²·d. Nimmt man einen täglichen Biomassezuwachs der Bakterien von ca. 14 µg BC/cm²·d an (s. 4.4), so könnten die Nematoden die Abnahme der Bakterien nicht verursachen. Auch unter der Berücksichtigung einer bei Gabelsflach anderen Artenzusammensetzung und höheren Aufnahme-raten müßte am Standort eine Veränderung der Ingestion um den Faktor 1000 bestehen, um die geforderte Bakterienreduktion allein über den Wegfraß der Nematoden zu erklären. Das scheint unwahrscheinlich zu sein.

Für die weitere, wichtige Meiofaunagruppe - die Harpacticiden - liegen Experimente zur Ingestion von Bakterien und Ciliaten vor (Rieper 1978, Rieper & Flotow 1981). Die Autoren ermittelten ihre Werte in Laborversuchen. Übertragen auf die Harpacticidenwerte bei Gabelsflach und eine mittlere Harpacticidenbiomasse von 120 ng/Individuum (Schätzwert) würden sich sehr hohe Ingestionswerte für beide Mikroorganismengruppen ergeben. Stoecker und Egloff (1987) fanden dagegen bei planktischen Copepoden niedrigere Werte bezüglich der Aufnahme von Ciliaten. Ob somit harpacticicoide Copepoden in situ großen Anteil an einem Wegfraß der Bakterien- und Ciliatenbiomasse haben, muß unklar bleiben. Potentiell ist ein Einfluß sicherlich möglich.

Weitere Meiobenthosorganismen untersuchte Montagna (1984) bezüglich ihrer Ingestionsraten in situ u.a. gegenüber Sedimentbakterien. Er fand dabei eine deutliche Dominanz der Polychaeten, die 3 %/h des "standing stock" der Bakterien ingestierten. Alle übrigen von ihm untersuchten Meiobenthosorganismen inkorporierten zusammen nur < 0,5 %/h des Bakterien-"standing stock". Zusätzlich übte nach Montagna (1984) das "grazing" der Meiofauna, ähnlich wie bei der Makrofauna, einen stimulierenden Effekt auf die mikrobielle Gemeinschaft aus und war im Winter wie im Sommer gleichhoch.

Faßt man die vorgestellten Ergebnisse zum Wegfraß der Mikroorganismen durch Metazoen zusammen, so wird die Makrofauna wahr-

scheinlich einen geringeren Einfluß ausüben (vgl. Kemp 1987). Dagegen könnten die Meiofaunaorganismen - speziell Polychaeten und Harpacticiden - auf den Bakterienzuwachs und die Ciliaten bei Gabelsflach durchaus regulierend einwirken.

Als weiterer Punkt sei in diesem Zusammenhang der kaum erforschte Protozoenwegfraß durch andere Protozoen angesprochen. Für ciliatovore Ciliaten liegt das zum Wachstum optimale "Räuber-Beute"-Verhältnis zahlenmäßig bei 1 : 5 bis 1 : 30 (Stachurska 1970, Wenzel & Liebsch 1975). Diesen Werten würde ausreichend gut das am Standort vorgefundene Verhältnis von 1 : 6 entsprechen (carnivore Ciliaten $\approx 1\%$ der Gesamtzahl plus omnivore Ciliaten $\approx 14\%$ der Gesamtzahl). Für bakterivore Formen liegt das "Räuber-Beute"-Verhältnis im Pelagial, wie bereits angesprochen, bei $1 : 1 \times 10^6$ (vgl. Gast 1983). Lighthart (1969) nennt für das Sediment dagegen extrem niedrige Zahlenverhältnisse von 580 Bakterien für jedes bakterivore Protozoon. Für Ciliaten zeigte sich außerdem, daß bei ihnen neben der Konzentration der Nahrung die Zellgröße des "Räubers" von der der "Beute" abhängig ist (vgl. Buddenbrock 1956, Hewett 1980). Somit kann es bei Veränderungen in der Größe der vorhandenen Nahrung auch zu einer wechselnden Zusammensetzung der Ciliatengemeinschaft kommen. So können z.B. kleine, bakterivore Formen durch größere, herbivore bzw. carnivore Formen ersetzt werden, wenn sich das Nahrungsangebot etwa von Bakterien zu Algen verlagert (Beaver & Crisman 1982).

Aufgrund der vorliegenden Daten (s. 4.2) ist mit einem Umsatz der an Biomasse niedrigen, bakterivoren Ciliaten durch die zeitgleich vorkommenden carnivoren und omnivoren Ciliaten bei Gabelsflach in wenigen Tagen zu rechnen. Somit könnte dem internen Nahrungskreislauf bei Protozoen eine wichtige Bedeutung zukommen.

Insgesamt betrachtet läßt sich die Ciliatensukzession bei Gabelsflach im Winter und Frühjahr als temperaturgesteuert und z.T. nahrungsbeeinflusst ansehen. Im Sommer und Herbst wird sie dagegen sehr wahrscheinlich durch den Wegfraß reguliert.

Neben den bereits erwähnten Parametern besitzt sicher vordringlich die nutzbare Nahrung große Bedeutung. Daher soll im folgenden Kapitel der trophische Zusammenhang speziell zwischen Sedimentbakterien und Ciliaten näher beleuchtet werden.

5.2 Interaktionen benthischer Ciliaten mit der Bakterienflora

Der trophische Zusammenhang zwischen den benthischen Ciliaten und der Sedimentbakterienflora stellt sich für das Gebiet bei Gabelsflach etwa wie folgt dar:

Die Ciliatenfauna wird im Jahresgang offenbar von keiner Species dominiert. Bakterivore Formen stellen etwa 1/3 der Artenzahl. Die übrigen Ciliatentypen nehmen Bakterien, wenn überhaupt, als "Beinahrung" auf. Alle Ciliaten und somit auch herbivore, carnivore und omnivore sind jedoch, zumindest bezüglich mancher Vitamine, auf die Inkorporation von Bakterien angewiesen (s. Dogiel 1965). Kleinformen um $1200 \mu\text{m}^3$ bilden durchschnittlich etwa 80 % der Ciliatenabundanz im Jahresgang. Von der Gesamtciliatenzahl, im Mittel 20 Individuen/g Tg Sediment, sind während des gesamten Jahres 50-60 % zu den bakterivoren Kleinformen zuzählen. Weil Ciliaten eine relativ höhere Wachstumseffektivität gegenüber größeren Organismen besitzen (Banse 1982 a, Fenchel 1974) und damit auch einen relativ höheren Nahrungsbedarf aufweisen können, sind gerade "kleine" Ciliaten als Bakterien-Primärkonsumenten von besonderer Bedeutung (vgl. 4.7). Da Ciliaten ferner eine scheinbar geringere Atmungsrate als größenvergleichbare Metazoen besitzen (Banse 1982 b), gelangt der Hauptteil der aufgenommenen Nahrung bei ihnen in die Produktion. Ciliaten wären somit auch als "Biomassepool" nicht zu vernachlässigen. Zu bedenken bei dieser Überlegung ist jedoch, daß Respirationsraten bei diesen einzelligen Organismen - sogar innerhalb einer Art - um den Faktor 20-50 schwanken können, wobei ihr physiologischer Zustand während der Sauerstoffmessung von elementarer Bedeutung ist (Fenchel & Finlay 1983, Sich 1985). Außerdem sind mit der hohen Produktion bei den "Ciliaten-Kleinformen" oft um Größenordnungen - gegenüber "Ciliaten-Großformen" - kürzere "Generationszeiten" verknüpft (Fenchel 1968 b), die es diesen Protozoen ermöglichen, rasch auf Veränderungen zu reagieren. "Kleine" Ciliaten würden demnach unter den vorkommenden Ciliaten für ihren Stoffwechsel und ihre Reproduktion den größten Anteil der als Nahrung zur Verfügung stehenden Bakterien benötigen.

"Mittlere" ($20000 \mu\text{m}^3$) und "große" ($360000 \mu\text{m}^3$) Ciliatenformen stellen zwar nur einen Anteil von 20 % der Gesamtzahl, vereinigen jedoch in sich mit durchschnittlich 75 % die Hauptmenge der Ciliatenbiomasse. Da sie u.a. zu den carnivoren und omnivoren Ciliaten zu rechnen sind, beeinflussen sie die Bakterienflora a) indirekt durch den Wegfraß bakterivorer Ciliaten und b) direkt über die Aufnahme ganzer Sediment- oder Detrituspartikel mit den daran feststehenden Bakterien. Ihnen kommt somit ebenfalls eine, wenn auch geringere Bedeutung, bezüglich der Einflußnahme auf benthische Bakterien zu. Alle Protozoen wirken jedoch fördernd über ihre Exkretion und sogar über ihr "grazing" auf die Bakterienpopulationen, da sie einerseits für andere Organismen leicht aufnehmbare Stoffe, wie etwa Stickstoffverbindungen, zur Verfügung stellen und andererseits die Bakterienpopulationen über den Fraßdruck auf einem aktiven Niveau halten können (Hopkinson et al. 1987, Legner 1973, Newell & Linley 1984, Sherr et al. 1982, Stout 1973).

Zur Veranschaulichung der qualitativen und quantitativen Verhältnisse im Sediment, wie sie sich nach Ergebnissen dieser Arbeit darstellen, dient Fig. 2). Es zeigt einige ausgewählte Mikroorganismen und den Ort ihres Vorkommens im Sediment sowohl im Porenwasser frei beweglich, als auch - teilweise bei den Bakterien - an Partikel gebunden. Über der halbschematischen Darstellung ist in Säulendiagrammen für die Mikroorganismen ihre durchschnittliche Anzahl (N/g Tg) in Prozent dargestellt. Für die Ciliatengruppen sind zusätzlich deren Biomasseanteil an der Gesamtciliatenbiomasse festgehalten. Ferner ist die Aufteilung der Gesamtbakterienzahl (GBZ) in 2 Längenklassen vorgenommen, wobei für die Ciliaten wahrscheinlich besonders die größeren Bakterien als Nahrung von Bedeutung sind.

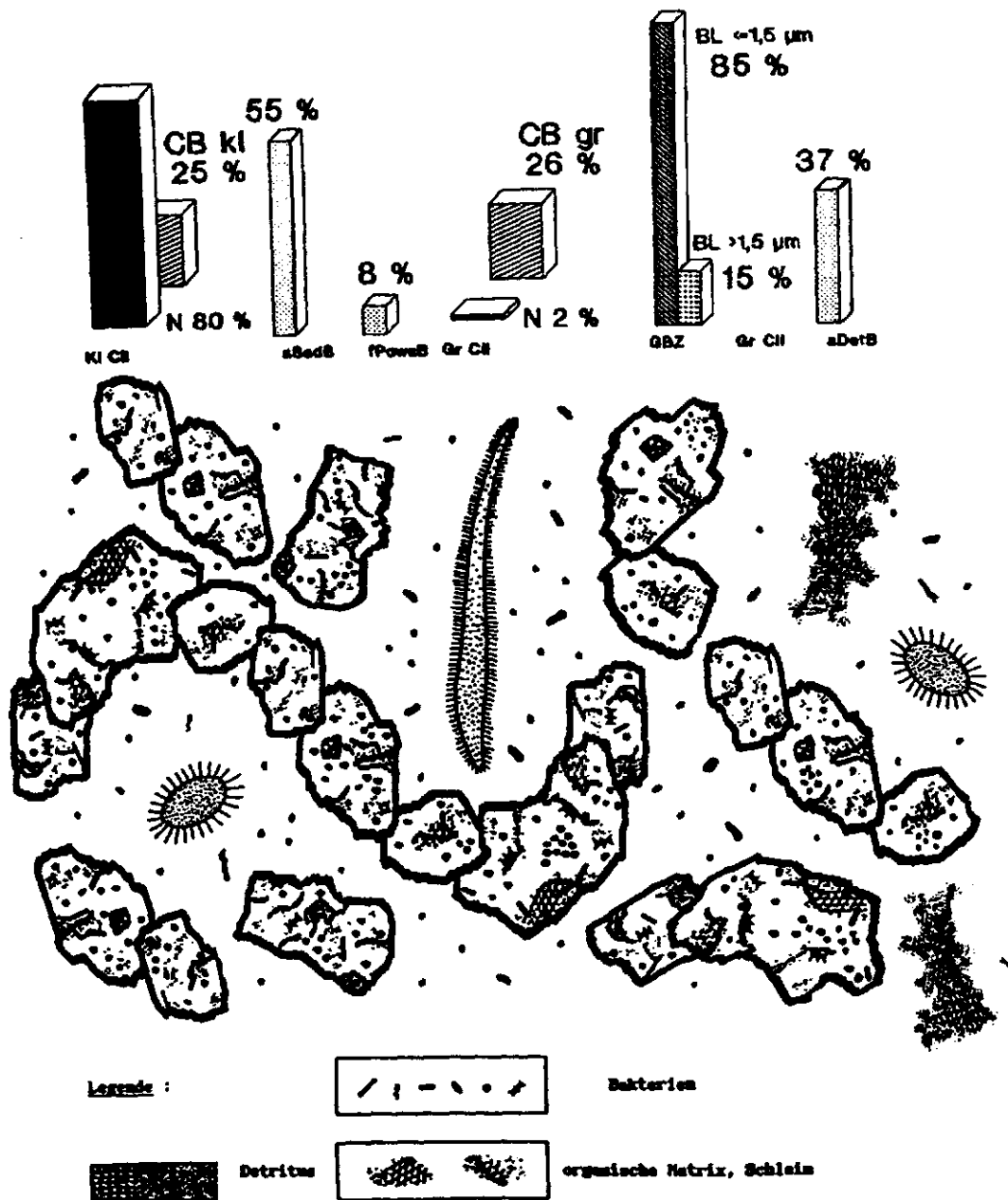


Fig. 2) Halbschematische Zeichnung über die für Mikroorganismen vorliegenden Verhältnisse im interstitiellen Porenraum.
 CB kl/gr: Ciliatenbiomasse als % "kleiner" bzw. "großer" Ciliaten,
 Kl Cil: "kleine" Ciliaten Anzahl (N), Gr Cil: "große" Ciliaten,
 BL: Bakterienlänge, aSedB: an Sedimentkörnern angeheftete Bakterien,
 fPowaB: "frei" im Porenwasser vorkommende Bakterien,
 GBZ: Gesamtbakterienzahl, aDetB: an Detritus angeheftete Bakterien
 Hinweis: Die Objekte sind nicht maßstabsgetreu wiedergegeben !

In Fig. 2) ist mit den dunklen Balken dargestellt, daß von der Gesamtciliatenzahl 80 % den Kleinformen (Kl Cil) zuzurechnen sind und 2 % den "großen" Ciliaten (Gr Cil). Ihr jeweiliger Biomasseanteil - CB kl und CB gr - ist fast gleichhoch (schraffierte Säulen im Hintergrund). Das Gros der Bakterienzahl (rechter Teil der Säulendarstellung) kommt an Partikeln (Sedimentkörner oder Detritus) angeheftet vor. Nur 8 % der Bakterien sind als frei im Porenwasser bewegliche Zellen vorhanden (fPowaB). 15 % der Gesamtbakterienzahl machen Bakterien von $> 1,5 \mu\text{m}$ Länge (BL) aus.

Kemp (1988) stellte fest, daß die benthischen Ciliaten lediglich zwischen 1 %/d und 4 %/d der Gesamtbakterienzahl und zwischen 1 % und weniger als 4 % des minimalen, stündlichen Bakterienzuwachses inkorporieren konnten. Er schließt daraus, daß Sedimentciliaten in den von ihm untersuchten Sedimenten aus Salzmarschen und Salztümpeln keine Bedeutung als "Kohlenstoffvektoren" für das Metazoen-nahrungsnetz besitzen. Bei seinen Untersuchungen unterblieb jedoch eine Differenzierung der Sedimentbakterien in angeheftete oder frei vorkommende Zellen sowie deren Größendifferenzierung. Dieser wichtigen Tatsache soll im folgenden unter Verwendung von Ergebnissen aus Kapitel 4.4 genauer Rechnung getragen werden.

Die gesamte Bakterienpopulation im Sandsediment bei Gabelsflach verteilt sich in etwa zu 55 % (Schätzwert) auf die an den Sandkörnern angehefteten Bakterien, zu 37 % (Schätzwert) auf die an den Detrituspartikeln haftenden Bakterien und zu durchschnittlich 8 % (1-19 %, Meßwerte) auf die "frei" im Porenwasser vorhandenen Bakterien (s. 4.4 und Fig. 2). Weise und Rheinheimer (1979) ermittelten für den gesamten im interstitiellen Porenwasser vorkommenden Bakterienanteil ("freie" + z.B. an Detritus angeheftete Bakterien) durchschnittlich 47 % der Gesamtzahl bei 6 Messungen (Juni-November), bei einem Schwankungsbereich zwischen 36-51 %.

Im interstitiellen Porenwasser würden wahrscheinlich die bakterivoren Ciliaten die frei beweglichen und größeren Bakterien zu ingestieren versuchen. Unter der Annahme maximaler Aufnahmeraten und der Prämisse, daß 50 % der Ciliaten zu den bakterivoren Formen

zu rechnen sind - deren Biomasse bei $0,04 \mu\text{g CC/ml}$ Porenwasser liegt -, würden bakterivore Ciliaten bei Gabelsflach allein in 7,6 h den bakteriellen Kohlenstoff der "freien" und zugleich $> 1,5 \mu\text{m}$ langen Bakterien vollständig weggefressen haben (Formel: Bruttokonsumtion an Futter ($\mu\text{g C}$) = mittlere Ciliatenbiomasse (μg) $\times (2^h)$; h: Stunde). Rassoulzadegan et al. (1988) fanden für Plankton des Mittelmeeres eine nach der Größe differenzierte Nahrungsaufnahme bei Ciliaten. So ingestierten Ciliaten $< 30 \mu\text{m}$ zu $2/3$ Picoplankton ($0,2\text{--}2 \mu\text{m}$) und zu $1/3$ Nanoplankton ($2\text{--}20 \mu\text{m}$). Bei größeren Ciliaten von 30 bis $50 \mu\text{m}$ war der Prozentsatz umgekehrt und Ciliaten $> 50 \mu\text{m}$ nahmen - mit Ausnahme von 5 % - ausschließlich Nanoplankton auf. Damit errechneten Rassoulzadegan et al. (1988) Konsumtionsraten der Ciliaten pro Tag von 1 - 38 % der Bakterioplanktonproduktion und 9-52 % der Nanoplanktonproduktion/d.

Da jedoch im Sediment trotz des vorhandenen "grazing" die Zahl der Porenwasserbakterien nicht auf Null abnimmt (s. 4.4), müßte sie durch neuproduzierte Bakterien nachgeliefert oder durch mittels lateraler Transportvorgänge hinzukommende Bakterien ersetzt werden. Bezüglich der Verfrachtung von Bakterien via Wasseraustausch im Sediment gibt es keinerlei Untersuchungen. Datenmaterial liegt dagegen für den Bakterienzuwachs der Sandsedimente der Kieler Bucht (Gabelsflach 10-12 m) vor (Meyer-Reil 1987). Meyer-Reil (1987) gibt den Biomassezuwachs im Sommer bei Gabelsflach in 10 m Wassertiefe mit durchschnittlich $8 \mu\text{g BC/cm}^2\cdot\text{d}$, bezogen auf eine 1 cm dicke Sedimentschicht, an. Über die Produktion der Sedimentbakteriengruppen (angeheftete und freie Bakterien) ist im marinen Bereich nichts bekannt. Dies wäre für eine genaue Berechnung des Wegfraßes dieser Produktion, etwa durch benthische Ciliaten, erforderlich. Lovell und Konopka (1985) berechneten z.B. für die bakterielle Produktion partikelgebundener Bakterien 2-19 % der Gesamtbakterienproduktion während ihrer Untersuchungen an einem dimiktischen See. Da solche Datensätze des Pelagials nicht ohne weitere Kenntnisse auf die Verhältnisse im Sediment übertragbar sind, sollen nähere Ausführungen unterbleiben.

Für den Übergangsbereich Sediment-Wasser zeigten Ergebnisse von Novitsky (1987), ermittelt über zwei unabhängige Methoden (ATP-

und DNA-Messung), daß 90 % der Bakterienpopulation keine Wachstumsaktivität aufweisen. Wo jedoch die verbleibenden 10 %, immerhin noch 7×10^8 Bakterien/g Tg lokalisiert waren - ob als "freie" oder angeheftete Formen - ging aus der Arbeit nicht hervor. Meyer-Reil (1987) gibt den Anteil aktiver Bakterien im Sediment mit 5 % an, der Fluoresceindiaceetat als Substrat aufnehmen kann. Der Wert wäre mit den Angaben von Novitsky (1987) vergleichbar, wenn man voraussetzt, daß aktiv Stoffwechsel betreibende Bakterien auch in der Lage sind, sich zu teilen.

Es ist wahrscheinlich, daß sich jedoch im allgemeinen Sedimentbakterienpopulationen bezüglich ihrer Wachstumsraten und ihres Stoffwechsels von den Populationen aus der Wassersäule unterscheiden und im Sediment ein ungleichmäßiges Wachstum (unbalanced growth) vorliegt (Karl & Novitsky 1988). Die in Kapitel 4.7.3 durchgeführten Berechnungen zeigen dabei, daß die benthischen Ciliaten - theoretisch innerhalb weniger Stunden - den Zuwachs zumindest der frei beweglichen und größeren Porenwasserbakterien zu ingestieren vermögen.

An dieser Stelle sei jedoch angemerkt, daß unter den Protozoen nicht nur Ciliaten für die Bakterienabnahme verantwortlich sein müssen. Als weitere, besonders wichtige Gruppe wären hier die heterotrophen Mikroflagellaten zu nennen (Sieburth 1984). Da im Sediment bisher weder die Abundanz von Flagellaten, noch ihr Einfluß auf Bakterien untersucht sind, bleiben wiederum nur Daten aus dem Pelagial als Vergleichsmaterial. Es fanden Wright und Coffin (1984) in einem ästuarinen Küstenbereich für Mikrozooplankter Freß- und Produktionsraten, die einen täglichen Umsatz des "standing crop" der Bakterien indizierten. Dabei waren Flagellaten von 1-3 μm für den größten Anteil des Bakterienrückgangs verantwortlich. Eine Untersuchung von Caron (1987) ergab, daß sogar manche Flagellaten (Rhynchomonas nasuta und Bodo spec.) angeheftete oder aggregierte Bakterien bevorzugt gegenüber "freien" aufnehmen, und zwar auch dann, wenn dabei die Konzentrationen der angehefteten Bakterien 1-2 Größenordnungen geringer waren, als die der frei vorkommenden. In Kulturexperimenten (Caron 1987) konnten

Flagellaten die Dichte von an Partikel gebundenen Bakterien signifikant beeinflussen. Demgegenüber waren jedoch, generell betrachtet, auch bei seinen Untersuchungen, Flagellaten der Gattungen Monas und Cryptobia spec. bei der Ingestion nicht angehefteter Bakterien, die die Hauptmasse der Bakterien im offenen Ozean stellen, erfolgreicher. Damit wäre ein selektives "grazing" speziell bei Flagellaten (vgl. Sibbald & Albright 1988) und auch für Ciliaten (Taylor 1978 b) möglich.

Ob die Anheftung der Bakterien an Oberflächen eine Art Schutz vor dem Gefressen-Werden durch Protozoen darstellt oder ob ein solcher eher in Aggregatbildungen der Bakterien oder auch im Ausbilden filamentöser Formen besteht (Güde 1979), kann hier nicht entschieden werden. Andererseits würden dicht beieinander liegende Bakterien den Protozoen eine viel größere "Angriffsfläche" bei der Nahrungsaufnahme bieten (Taylor 1978 b), als das durch einzelne, weit auseinander liegende Bakterien gegeben wäre. Für beide Gegebenheiten sind wahrscheinlich unterschiedlich gut angepasste Ciliaten in den jeweiligen Lebensräumen vorhanden (Taylor 1978 a).

Ferner müßte bei der Berechnung von Ingestionsraten beachtet werden, daß Ciliaten oft nur ganz bestimmte Bakterienarten als Nahrung akzeptieren (Barcina et al. 1986, Berk et al. 1976). Für marine Sedimente fehlen jedoch diesbezügliche Untersuchungen. Nach Curds & Vandyke (1966) können die Bakterien verschiedene Effekte bei Ciliaten verursachen: toxische, nicht toxische - jedoch ohne Wachstum - und nicht toxische mit Wachstum. Die dort untersuchten Ciliatenarten reagierten dabei zudem unterschiedlich auf die gleichen Arten von Bakterien, und es kam teilweise zur Heranbildung von ungefüllten, leeren Nahrungsvakuolen (s. Kapitel 4.7.1, Versuch V71). Das wäre als Hinweis zu werten, daß Ciliaten in der Lage sind, hinsichtlich der Qualität von Futterpartikeln Unterscheidungen zu treffen.

Im Untersuchungsgebiet wäre außerdem die Ernährungsmöglichkeit der Ciliaten über große kokkoide Bakterien denkbar. Unter diesen Kokken (14 % der Gesamtbakterienbiomasse $\approx 1,7 \mu\text{g BC/g Tg}$) waren vermutlich auch Cyanobakterien vorhanden, welche von Protozoen

ebenfalls als Nahrung genutzt werden können. Hagström et al. (1988) konnten Interaktionen zwischen Nanoflagellaten und Cyanobakterien im marinen Pelagial des Mittelmeeres aufzeigen. Sie fanden, daß dort 86 % der autotrophen Produktion durch die Respiration der heterotrophen Bakterien und Protozoen reguliert wurde. Nur 6 % der Primärproduktion verblieb für höhere trophische Ebenen. Johnson et al. (1982) beschrieben, daß die Nutzung von Cyanobakterien zur Ernährung zwar dem Protozooplankton möglich war, nicht aber den gleichfalls untersuchten calanoiden Copepoden.

Inwieweit eine für pelagische, heterotrophe Flagellaten nachgewiesene Aufnahme hochmolekularer Verbindungen (Sherr 1988) ebenfalls im Sediment als Ernährungsmöglichkeit wirksam ist und inwieweit Flagellaten im interstitiellen Porenraum von Ciliaten konsumiert werden, ist unbekannt.

Bezüglich ihrer Nahrung scheinen Ciliaten - aufgrund zeitversetzter Entwicklungsmaxima der einzelnen Arten (Fenchel 1968 b, Hartwig 1973 b, Baltzis & Fredrickson 1984) - auch bei gleichen Nahrungsansprüchen - nicht notwendigerweise in Nahrungskonkurrenz zueinander treten zu müssen. Diese Tatsache könnte auf einen kontinuierlich in Zeit und Quantität bestehenden Fraßdruck für bestimmte Futterressourcen durch Ciliaten hindeuten.

Die Frage, ob nun die Bakterien die Ciliaten oder eher die Ciliaten die Bakterien beeinflussen, scheint müßig zu sein, da beide Komponenten ständig aufeinander wirken und sowohl in direkter als auch indirekter Beziehung verbunden sind.

Alle aufgeführten, mehr theoretischen Überlegungen sollten zusammenfassend weniger als Absolutaussagen betrachtet werden, als vielmehr dazu dienen, die Bedeutung benthischer Ciliaten bezüglich ihrer Einflußnahme auf Sedimentbakterien zu verdeutlichen. Quantitativ gesehen müßte die gesamte Ciliatengemeinschaft ($0,02 \mu\text{g CC/g Tg}$) im Sediment sublitoraler Sandgebiete bei einem Wirkungsgrad von 50 Prozent 0,33 % der Gesamtbakterienbiomasse ($12 \mu\text{g BC/g Tg}$) oder 28 % der Biomasse der $> 1,5 \mu\text{m}$ Porenwasserbakterien ($0,13 \mu\text{g BC/g Tg}$) aufnehmen, um ihre eigene Biomasse zu erreichen. Die bakterivoren Ciliaten ($0,005 \mu\text{g CC/g Tg}$) allein würden 0,042 %

der Gesamtbakterienbiomasse bzw. 3,6 % der Biomasse der Porenwasserbakterien ingestieren. Auf den Bakterienbiomassezuwachs bezogen wäre die Ciliatengemeinschaft in der Lage, in 1 h 9 % des stündlichen Gesamtbakterienzuwachses oder 7,3-mal den stündlichen Zuwachs der oben spezifizierten Porenwasserbakterien aufzunehmen. Die bakterivoren Ciliaten allein könnten entsprechend in 1 h etwa 2,2 % des pro Stunde erfolgenden Gesamtbakterienzuwachses bzw. etwa 2-mal pro Stunde den Zuwachs der Porenwasserbakterien ingestieren. Bei allen diesen Berechnungen ist jedoch die Produktion der Ciliatengemeinschaft in Höhe von ca. 0,0006 $\mu\text{g CC/g Tg}\cdot\text{h}$ noch unberücksichtigt.

Abschließend betrachtet bedürfen jedoch die hier durchgeführten Hochrechnungen einer Überprüfung durch nachfolgende Probennahmen und Messungen aus verschiedenen Bereichen der Kieler Bucht. Speziell die Erfassung der Mikroorganismenproduktion - in engen zeitlichen Abständen während des gesamten Jahres - sollte dann im Mittelpunkt der Untersuchungen stehen. Möglicherweise könnten zur verbesserten Datengewinnung methodische Ansätze etwa zur Messung der nur bei Prokaryonten vorhandenen Muraminsäure (Moriarty 1977), der Bestimmung besonderer Phospholipide (White et al. 1979) sowie der Einsatz von biochemischen Markern und möglicherweise von Meßanordnungen in situ (White & Findlay 1988) zum Tragen kommen. Hierüber könnte dann eine genauere Erfassung der nahrungsspezifischen Interaktionen von Mikroorganismen in der Ostsee als bisher erfolgen, was eine bessere Beurteilung des Energieflusses innerhalb aquatischer Lebensgemeinschaften (vgl. Alimov 1983) ermöglichen würde. Die Frage, ob benthische Mikroorganismenpopulationen substratkontrolliert oder über "grazing" kontrolliert werden (Wright 1988, McManus & Fuhrman 1988), muß auf Artebene sicherlich sehr differenziert beantwortet werden. Unter dem Aspekt einzelner Gruppen von Mikroorganismen scheint im Sediment für die Bakterien eher eine Substratlimitierung, für die Ciliaten dagegen zeitweise eine durch die Temperatur bzw. die Nahrung und zeitweise eine durch "grazer" hervorgerufene Beschränkung zu bestehen. Die mögliche Bedeutung, die die Bakterien und Ciliaten für den Kohlenstoffhaushalt in der Kieler Bucht haben könnten, wird in der abschließenden Betrachtung beschrieben.

5.3 Die Gesamtbetrachtung für den Kohlenstoffhaushalt der Kieler Bucht

Zur Erfassung der Bedeutung von benthischen Protozoen und Sedi-
mentbakterien ist es notwendig, Kenntnisse über ihre Produktions-
biologie und ihre Rolle im Nahrungsnetz zu besitzen. Die im Ergeb-
nisteil erhaltenen Werte lassen sich unter den dort festgelegten
Voraussetzungen miteinander verknüpfen. Dabei ist eine Hochrech-
nung für die gesamte Kieler Bucht durchaus statthaft, sofern sie
sich auf gleichartiges Sediment in gleichen Wassertiefen bezieht.
Die Tatsache, daß eine Hochrechnung sinnvoll erscheint, wird bei
dieser Arbeit durch gelegentliche Untersuchungen des Stoller
Grunds, des Platen Grunds, der Schleimündung, des Vejsnaes Flachs
sowie des Gebiets westlich der Howachter Bucht gestützt. Wieder-
holt durchgeführte Analysen an diesen Stellen erbrachten eine
ähnliche Zusammensetzung der Ciliatenfauna und ähnliche Besied-
lungsdichten wie bei Gabelsflach. An Stellen mit Mud-Sediment
(Kappeln, Boknis Eck) ging dagegen die Dichte der benthischen
Ciliaten praktisch auf Null zurück. Dies ist vornehmlich auf den
dort fehlenden Porenraum zurückzuführen (vgl. Bock 1960).

Bevor auf die Bedeutung der benthischen Ciliaten für den Kohlen-
stoffhaushalt im Sediment eingegangen wird, soll ein Vergleich der
Verhältnisse des Pelagials zum Benthos für die Kieler Bucht bzw.
die Ostsee erfolgen. Dabei wird ausschließlich auf die Bakterien
und unter den Protozoen nur auf die Ciliaten eingegangen. Hierzu
sind Ergebnisse verschiedener Wissenschaftler in Tab. 37) zusam-
mengefaßt dargestellt, wobei versucht worden ist, direkt ver-
gleichbare Daten zu erhalten. Für die Bakterienwerte ist eine
Schwankungsbreite von einer Größenordnung angesetzt worden. Für
die Ciliatenzellzahl wurden der Mittelwert und der Maximalwert
angegeben. Bei Tab. 37) ist zu berücksichtigen, daß sich die Daten
für das Pelagial auf die Kieler Bucht bzw. die Ostsee beziehen,
während die Werte für das Benthos nur auf Ergebnissen aus dem
Untersuchungsgebiet dieser Arbeit - Gabelsflach, Sandsediment in
10 bis 12 m Wassertiefe - beruhen.

Tab. 37) Vergleich von Bakterien- und Ciliatendaten bezüglich der durchschnittlichen Abundanz, Biomasse und des Biomassezuwachses im freien Wasser und in Sandsedimenten

	Pelagial (0 bis 20 m) /ml	Benthal (10 bis 12 m) /g Tg Sediment
Bakterien		
GBZ N	$10^5 - 10^6$ (a)	$10^8 - 10^9$
GBB μgC	0,0010 - 0,0120 (a)	1,2 - 12
GBZu $\mu\text{gC/d}$	0,0008 - 0,0100 (a) (0,0016 - 0,020)	1,4 - 14 (3 - 30)
<hr/>		
Ciliaten		
GCZ N	0,1; 3 (b)	20; 100
GCB μgC	0,0020 (b)	0,020
GCZu $\mu\text{gC/d}$	0,0009 (c)	0,015

Abkürzungen : GBZ: Gesamtbakterienzahl

GBB: Gesamtbakterienbiomasse

GBZu: Gesamtbakterienzuwachs

GCZ: Gesamtciliatenzahl (Mittelwert; Maximum)

GCB und GCZu: analoge Bezeichnungen wie für die Bakterien

Bei den GBZu-Werten in Klammern handelt es sich um Hochrechnungen der Bakterienproduktion unter Einrechnung einer Elimination, welche ebensohoch sein soll wie der Zuwachs.

Quellenangabe der Zahlenwerte:

(a) Daten der Ostsee aus Rheinheimer (1984 a)

(b) Daten des Gotlandtiefs, errechnet aus Gast (1983)

(c) Daten aus dem Mittelmeer von Rassoulzudegan et al. (1988):

Ciliatenbiomasse 5,12 $\mu\text{gC/l}$; Ciliatenproduktion 2,3 $\mu\text{gC/l-d}$.

Werte wurden entsprechend auf die Daten der Ciliaten von Gast (1983) übertragen (einzig hierfür verfügbare Datensätze).

Ein Vergleich der Daten in Tab. 37) ergibt, daß die Bakterienwerte im Benthal um ca. den Faktor 1000 - 2000 über den Zahlen liegen, die für das Pelagial gelten. Es müßte jedoch vor einer abschließenden Wertung die Verschiedenartigkeit der Sedimentbakterienflora und des Bakterioplanktons bezüglich der Artenzusammensetzung und der physiologischen Leistungen bekannt sein und dieser Verschiedenartigkeit Rechnung getragen werden.

Die benthischen Ciliaten übertreffen in Abundanz, Biomasse und Biomassezuwachs die entsprechenden Werte für pelagische Ciliaten um 1 - 2 Größenordnungen. Würde man die Werte der Sedimentciliaten auf Milliliter (ml) umrechnen ($\times 5 / 0,62$), um ml im Pelagial mit ml im interstitiellen Porenraum vergleichen zu können, sind die so erhaltenen Werte sogar um das 100- bis 2000-fache höher als im Pelagial. Nach den vorliegenden Daten läge der tägliche Biomassezuwachs der benthischen Ciliaten um fast das Doppelte über dem der pelagischen. Für die Bakterien würden analoge Verhältnisse gelten. Sollten sich diese Verhältnisse durch Vergleichsuntersuchungen bestätigen lassen, käme dem Benthos eine besondere Bedeutung hinsichtlich der Mikroorganismenproduktion zu.

Sicherlich werden sich im einzelnen, in beiden Lebensräumen, sehr verschiedenartige Populationen mit unterschiedlichen Umweltansprüchen und Stoffwechselleistungen ausgeprägt haben. Wenn jedoch im Pelagial den Protozoen allgemein bzw. repräsentativen Gruppen unter ihnen eine wichtige Funktion innerhalb des Ökosystems zube messen wird (Taylor 1982, Sherr & Sherr 1984, Pratt & Cairns 1985), könnten sie für das Benthos mindestens genauso wichtig sein. In dem oben angegebenen Vergleich fand allein Datenmaterial für Ciliaten Eingang. Eine detaillierte Bewertung sollte jedoch die gesamte Protozoenfauna im Sediment - Amöben, Flagellaten und Ciliaten - berücksichtigen, für die aber z.Zt. kein Datenmaterial für die Kieler Bucht bzw. für die Ostsee vorliegt.

Nachdem der Vergleich Pelagial zu Benthos des genannten Gebietes deutlich höhere Werte für die benthischen Ciliaten gezeigt hat, soll nun auf den Beitrag der Ciliatenfauna zum Kohlenstoffhaushalt im Sediment eingegangen werden.

In der gesamten Kieler Bucht wären in den Sandgebieten in 10-12 m Wassertiefe rund 4×10^{14} Ciliaten vorhanden. Diese Zahl ergibt sich, eine gleichmäßige Besiedlung von 30 Ciliaten/cm³ (≈ 20 Ciliaten/g Tg) vorausgesetzt, aus der Fläche der genannten Regionen von 66,85 km² unter der Annahme einer durchschnittlichen Sandbedeckung von 20 cm (s. Kapitel 2 und 4.2). Das entspricht insgesamt einem Volumen von $1,34 \times 10^{13}$ cm³ Sediment. Diese Ciliaten

würden zusammen bei einem Individualgewicht von $0,001 \mu\text{gCC} / \text{Individuum}$ (durchschnittliche Biomasse von $0,02 \mu\text{gCC} / \text{g Tg}$: mittlere Abundanz von 20 Ciliaten/g Tg) ein Gewicht von 0,4 Tonnen Kohlenstoff ("standing stock") ausmachen. Sie könnten im Jahr bei einer durchschnittlichen Neubildung von ca. $0,00075 \mu\text{g CC} / \text{Individuum und Tag}$ (s. Kapitel 4.3) rund 100 Tonnen Ciliatenkohlenstoff (CC) bzw. eine Gesamtciliatenzahl in den genannten Bereichen der Kieler Bucht von 10^{17} Ciliaten produzieren. Scharf (1979) ermittelte für den flächenmäßig kleineren Barther Bodden ($19,4 \text{ km}^2$, untersuchte Sedimenttiefe 3 cm, \approx einem Sedimentvolumen von $5,82 \times 10^{11} \text{ cm}^3$) einen "standing stock" von 23 Tonnen Ciliatenkohlenstoff (CC). Dort zeigte allein der Wert des Junis 1978 eine Produktion von 17 Tonnen CC. Ihre Daten liegen im Vergleich zu den hier ermittelten Werten sehr hoch (vgl. 5.1).

Den Ciliaten der Sandsedimente in 10 - 12 m Wassertiefe könnten, nach Erkenntnissen dieser Arbeit (s. 5.2), als Nahrung die Porenwasserbakterien (8 % der GBZ) von $> 1,5 \mu\text{m}$ Länge (14 % der Porenwasserbakterien) zur Verfügung stehen ($\approx 1,6 \times 10^7$ Zellen/ cm^3). Diese machten in den 10 - 12 m tiefen Sandbereichen der Kieler Bucht ca. 2,1 Tonnen Bakterienkohlenstoff (BC) aus (Annahme von ca. $1 \times 10^{-8} \mu\text{gBC/Zelle}$, s. Kapitel 4.4) bzw. 2×10^{20} Zellen. Diese Porenwasserbakterien "produzierten" bei einer durchschnittlichen Neubildung von $0,15 \mu\text{gBC/cm}^3$ und Tag (errechnet aus dem entsprechenden Anteil von 1,12 % des gesamten Zuwachses der Bakterienbiomasse in Höhe von $13,5 \mu\text{gBC/cm}^2 \cdot \text{d}$ bei 1 cm Sedimenttiefe, s. 4.4) rund 734 Tonnen Bakterienkohlenstoff im Jahr. Das würde ca. 6×10^{22} Zellen entsprechen. Damit ist der "standing stock" allein dieser Bakterien im hier angesprochenen Teil der Kieler Bucht hinsichtlich der Anzahl um das ca. 500000-fache, an Biomasse um rund das 5-fache den Ciliaten überlegen. Betrachtet man die Produktion, betragen die entsprechenden Verhältnisse das 750000-fache bezüglich der Zahl und das 7-fache für die Biomasse. Es ist jedoch dabei zu bedenken, daß die Ciliatenbiomasse nur über einfache Annahmen hochgerechnet wurde und nicht exakt ermittelt werden konnte. Eine Biomassebestimmung wäre am genauesten gravimetrisch durchzuführen, doch fehlen dafür derzeit die Voraus-

setzungen. Eine andere Möglichkeit böte die Auswertung etwa von Videoaufzeichnungen an lebendbeobachteten Ciliaten. Allerdings müßte man danach aus diesen Aufzeichnungen wie bisher über die Volumenformeln das Biovolumen und damit das Gewicht berechnen. Dabei bleibt die Schwierigkeit der mikroskopischen Bestimmung der Tiefenausdehnung an Ciliaten bestehen. Bei ungenauen Messungen erweist sich dieser Punkt als sehr große Fehlerquelle, da diese Größe als Potenz in den Zähler der Volumenformeln eingeht. Vielleicht böten hier computerunterstützte Meßsysteme Abhilfe.

Die Porenwasserbakterien im Sediment könnten aus dem nahezu "unerschöpflichen Reservoir" der Gesamtbakterien dieser Sandbereiche der Kieler Bucht ersetzt werden; dem würden 240 Tonnen Bakterienkohlenstoff entsprechen oder 2×10^{22} Zellen. Von den Gesamtbakterien könnte ein Anteil von 1-30 % aktiver Zellen (s. Meyer-Reil 1987) bei einem P/B-Wert von 190 im Jahr zwischen 456 Tonnen und 13680 Tonnen Bakterienkohlenstoff bzw. zwischen 4×10^{22} und rund 10^{24} Bakterien hervorbringen. Rechnet man dagegen mit einer täglichen Verdopplung der Bakterienbiomasse ("standing stock"), erhält man bei einem P/B-Wert von 380 rund 91200 Tonnen Bakterienkohlenstoff im Jahr. Somit würden die Mikroorganismen einen bedeutenden Beitrag zum Kohlenstoffhaushalt der Kieler Bucht liefern können.

Berücksichtigt man für die trophische Ebene, daß die produzierte und vorhandene Ciliatenbiomasse von zusammen rund 100 Tonnen Ciliatenkohlenstoff (CC) einen Wirkungsgrad von 50 Prozent besitzt, so müßte sie insgesamt 200 Tonnen Kohlenstoff pro Jahr aufnehmen. Dies würde 83 % des im Sandsediment der Kieler Bucht, bei 10 - 12 m Tiefe, vorhandenen Gesamtbakterien-"standing stock" (240 Tonnen C) entsprechen. Die Porenwasserbakterien könnten mit ihrem "standing stock" (2,1 Tonnen C) nur rund 1 % des gesamten Ciliatenkohlenstoffbedarfs decken, jedoch über ihren Zuwachs (734 Tonnen C) ca. die 4-fache Ciliatenmenge ernähren.

Würde der Ciliaten-"standing stock" von 0,4 Tonnen CC in jeder Stunde nur 10 % des Körpergewichts (s. 4.7) als Nahrung in Form von Bakterien aufnehmen und bliebe diese Aufnahme sowie die Ingestionsrate über das Jahr konstant, könnte ein Kohlenstoffbedarf von 350 Tonnen pro Jahr resultieren. Das entspricht fast 50 % des Zuwachses der Porenwasserbakterien in Höhe von 730 Tonnen bakteriellern Kohlenstoff im Jahr.

Somit würden die benthischen Ciliaten einen ganz entscheidenden Einfluß auf diesen Teil der frei beweglichen Sedimentbakterien ausüben können, die für die Mobilität (Davidson & Fry 1987), die Verbreitung und vielleicht auch für die Vermehrung der gesamten Bakterienflora innerhalb des Sediments von Wichtigkeit sind. Zusätzlich käme den benthischen Ciliaten eine große Bedeutung als Nahrungsquelle für Metazoen im Sediment zu. Der Ansicht von Kemp (1988), daß benthische Ciliaten nur einen sehr geringen Einfluß auf die gesamte Bakterienpopulation ausüben - sie würden jeweils < 4 %/d der Bakterienbiomasse bzw. < 4 %/h der Bakterienproduktion aufnehmen -, bleibt hier unwidersprochen. Jedoch sind für die im interstitiellen Porenraum lebenden Sedimentciliaten die Gesamtbakterienwerte nicht relevant. Für sie sind die Konzentrationen der im Porenwasser suspendierten Bakterien und unter diesen einzelne Formen mit diskreten Längen wichtig.

Nach Vietinghoff et al. (1982) stellen benthische Ciliaten "ein wichtiges Kompartiment im Ökosystem Barther Bodden dar", "der Energiefluß durch dieses Kompartiment ist ebenso groß wie der Energiefluß durch die wichtigste pelagische Komponente, das Phytoplankton". Falls dies überall in vergleichbaren Gebieten für die ubiquitär verbreiteten Ciliaten (Borror 1980) zutrifft, könnte einleuchten, daß aufgrund der oft bei Untersuchungen in Ökosystemen vernachlässigten Bearbeitung von Mikroorganismen z.B. die Kohlenstoffbilanzen unstimmt bleiben.

Die erfolgten Untersuchungen unterstreichen somit die besondere Bedeutung der Sedimentbakterien und der benthischen Ciliaten sowohl hinsichtlich des Biomasse- als auch des Energieflusses in marinen Sandsedimenten.

Literaturverzeichnis

- Admiraal W., Bouwman L. A., Hoekstra L. & Romeyn K. 1983 : Qualitative and quantitative interactions between microphytobenthos and herbivorous meiofauna on a brackish intertidal mudflat. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 68 (2): 175-191.
- Alimov A. F. 1983 : Energy flows in populations and communities of aquatic animals. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 68 (1): 1-12.
- Aller J. Y. & Aller R. C. 1986 : Evidence for localized enhancement of biological activity associated with tube and burrow structures in deep-sea sediments at the Hebble site, western North Atlantic. *Deep-Sea Res.* 33 (6): 755-790.
- Alongi D. M. & Tietjen J. H. 1980 : Population growth and trophic interactions among free-living marine nematodes. pp. 151 ff. In : Tenore K. R. & Coull B. C. (eds.): *Marine benthic dynamics*. Univ. South Carolina Press, Columbia.
- Ashby R. E. 1976 : Long term variations in a protozoan chemostat culture. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 24: 227-235.
- Ax P. & Ax R. 1960 : Experimentelle Untersuchungen über die Salzgehaltstoleranz von Ciliaten aus dem Brackwasser und Süßwasser. *Biol. Zentralbl.* 79: 7-31.
- Azam F., Fenchel T., Field J. G., Gray J. S., Meyer-Reil L.-A. & Thingstad F. 1983: The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 10: 257-263.
- Azovsky A. I. 1988 : Colonization of sand "islands" by psammophilous ciliates: the effect of microhabitat size and stage of succession. *Oikos* 51: 48-56.
- Babenerd B. & Gerlach S. A. 1987 : Bathymetry and sediments of Kieler Bucht. pp. 15-31. In: Rumohr J., Walger E. & Zeitschel B. (eds.) : *Seawatersediment interactions in coastal waters. Lecture notes on coastal and estuarine studies*. No. 13. Springer, Berlin.
- Bagander L. E. 1976 : Redox measurements in natural waters and sediments. pp 41-50. In: Dybern B.I., Ackefors H. & Elmgren R. : *Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea. The Baltic Marine Biologists*, Publ. No. 1.
- Baldock B. M. 1986 : A method for enumerating protozoa in a variety of freshwater habitats. *Microb. Ecol.* 12: 187-191.
- Baltzis B. C. & Fredrickson A. G. 1984 : Competition of two suspension-feeding protozoan populations for a growing bacterial population in continuous culture. *Microb. Ecol.* 10: 61-68.
- Banse K. 1982 a) : Cell volumes, maximal growth rates of unicellular algae and ciliates, and the role of ciliates in the marine pelagial. *Limnol. Oceanogr.* 27: 1059-1071.
- Banse K. 1982 b) : Mass-scaled rates of respiration and intrinsic growth in very small invertebrates. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 9: 281-297.
- Barcina I., Arana I., Iriberry J. & Egea L. 1986 : Influence of light and natural microbiota of the Butron river on *E. coli* survival. *Antonie van Leeuwenhoek* 52: 555-566.

- Bark A. W. 1981 : The temporal and spatial distribution of planktonic and benthic protozoan communities in a small productive lake. *Hydrobiologia* 85: 239-255.
- Bark A. W. 1983 : The ciliates of the anaerobic hypolimnia and sediments of the Shropshire Meres. *J. Protozool.* 30: 35A.
- Beaver J. R. & Crisman T. L. 1982 : The trophic response of ciliated protozoans in freshwater lakes. *Limnol. Oceanogr.* 27: 246-253.
- Berk S. G., Colwell R. R. & Small E. B. 1976 : A study of feeding responses to bacterial prey by estuarine ciliates. *Trans. Amer. Micros. Soc.* 95 (3): 514-520.
- Bernerth H. 1982 : Ökologische Untersuchungen im Kühlwassersystem eines konventionellen Großkraftwerks am Untermain unter besonderer Berücksichtigung der Ciliaten (Protozoa). *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg* 57: 246 pp.
- Bialek E. I. (comp.) 1966 : Handbook of oceanographic tables. Spec. Publ. 68. U.S. Naval Oceanographic Office, Washington D. C..
- Bianchi M. A. G. 1984 : Bacterial activity and production in micro- and nanoplanktonic food webs. *Oceanis* 10 (4): 319-325.
- Bick H. 1966 : Populationsökologische Beobachtungen über das Auftreten sexueller Prozesse bei Süßwasserpolyten und Ciliaten. *Zoolog. Anz.* 176: 183-192.
- Bick H. 1968 : Untersuchungen zur Verträglichkeit von Meer- und Brackwasser für Ciliaten des Saprobiensystems der Wassergütebeurteilung. *Helgol. wiss. Meeresunt.* 17: 257-268.
- Bock K. J. 1951 : Beitrag zur Kenntnis der Sandciliaten der Kieler Bucht. *Diss. Univ. Kiel.*
- Bock K. J. 1952 : Zur Ökologie der Ciliaten des marinen Sandgrundes der Kieler Bucht I. *Kieler Meeresforsch.* 9: 77-89.
- Bock K. J. 1953 : Zur Ökologie der Ciliaten des marinen Sandgrundes der Kieler Bucht II. *Kieler Meeresforsch.* 9: 252-256.
- Bock K. J. 1960 : Biologische Untersuchungen, insbesondere der Ciliatenfauna, in der durch Abwässer belasteten Schlei. *Kieler Meeresforsch.* 16 (1): 57-68.
- Borror A. C. 1973 : Marine flora and fauna of the northeastern United States. Protozoa: Ciliophora. NOAA Techn. Rep. NMFS CIRC-378 pp. 61.
- Borror A. C. 1980 : Spatial distribution of marine ciliates: micro-ecologic and biogeographic aspects of protozoan ecology. *J. Protozool.* 27 (1): 10-13.
- Bott T. L., Kaplan L. A. & Kuserk F. T. 1984 : Benthic bacterial biomass supported by streamwater dissolved organic matter. *Microb. Ecol.* 10: 335-344.
- Bouwman L. A., Romeyn K., Kremer D. R. & Es F. B. van 1984 : Occurrence and feeding biology of some nematode species in estuarine Aufwuchscommunities (1). *Cahr. biol. mar.* 25: 287-303.

- Boynton J. E. 1986 : The influence of current velocity on nutrient and oxygen exchanges between estuarine sediments and the water column. ASFA P.1 16 (7): 147. (Publication not seen in original, only abstract).
- Brey T. 1988 : Der Einfluss physikalischer und biologischer Faktoren auf Struktur und Dynamik der sublitoralen *Macoma*-Gemeinschaft der Kieler Bucht. Diss. Univ. Kiel pp. 252.
- Buddenbrock W. von 1956 : Vergleichende Physiologie. Bd.II. Birkhäuser, Basel.
- Burkill P. H. 1982 : Ciliates and other microplankton components of a nearshore food-web: Standing stocks and production processes. Ann. Inst. Ocean. Paris 58: 335-350.
- Burkovsky I. V., Epstein V. S. & Moliboga N. N. 1980 : Food specialization and trophic structure of a community of marine psammophilous infusoria. Zool. Zhurn. 59: 325-334.
- Burkovsky I. V., Azovsky A. I. & Moliboga N. N. 1982 : Diurnal vertical migrations of White Sea psammophilous ciliates. Zool. Zhurn. 62: 944-947.
- Cameron I. L. & Jetter J. R. 1970 : Synchronization of the cell cycle of *Tetrahymena* by starvation and refeeding. J. Protozool. 17: 429-431.
- Campbell R. & Patterson D. J. 1980 : The effect of environmental stress on protistan population structure. J. Protozool. 27: 61A.
- Camen L. M. 1982 : Effect of particle size on organic content and microbial abundance within four marine sediments. Mar. Ecol. Progr. Ser. 9: 273-280.
- Carey P. G. & Maeda M. 1985 : Horizontal distribution of psammophilic ciliates in fine sediments of the Chichester harbour area. J. Nat. Hist. 19: 555-574.
- Caron D. A. 1987 : Grazing of attached bacteria by heterotrophic microflagellates. Microb. Ecol. 13: 203-218.
- Caron D. A., Goldman J. C. & Dennett M. R. 1988 : Experimental demonstrations of the roles of bacteria and bacterivorous protozoa in plankton nutrient cycles. Hydrobiologia 159: 27-40.
- Cavalli-Sforza L. 1974 : Biometrie. Gustav Fischer, Stuttgart.
- Corliss J. O. & Hartwig E. 1977 : The "primitive" interstitial ciliates : their ecology, nuclear uniquenesses, and postulated place in the evolution and systematics of the phylum ciliophora. Mikrof. Meeresb. 61: 65-88.
- Curds C. R. & Bazin M. J. 1977 : Protozoan predation in batch and continuous culture. pp. 115-167 In: Droop M. R. & Jannasch H. W. (eds.) : Advances in aquatic microbiology. Academic Press, New York.
- Curds C. R. & Cockburn A. 1970 : Protozoa in biological sewage-treatment processes. II. Protozoa as indicators in the activated-sludge process. Water Res. 4: 237-249.
- Curds C. R. & Vandyke J. M. 1966 : The feeding habits and growth rates of some freshwater ciliates found in activated-sludge plants. J. Appl. Ecol. 3: 127-137.

- Cynar F. J. & Sieburth J. McN. 1986 : Unambiguous detection and improved quantification of phagotrophy in apochlorotic nanoflagellates using fluorescent microspheres and concomitant phase contrast and epifluorescence microscopy. Mar. Ecol. Progr. Ser. 32: 61-70.
- Czytrich H., Eversberg U. & Graf G. 1986 : Interaction between pelagial and benthal during autumn in Kiel Bight. II. Benthic activity and chemical composition of organic matter. Ophelia 26: 123-133.
- Dale T. & Burkill P. H. 1982 : "Live counting" - a quick and simple technique for enumerating pelagic ciliates. Ann. Inst. Oceanogr. Paris 58 (S): 267-276.
- Davidson A. M. & Fry J. C. 1987 : A mathematical model for the growth of bacterial microcolonies on marine sediment. Microb. Ecol. 13: 31-45.
- Davis P. G. & Sieburth J. McN. 1984 : Estuarine and oceanic microflagellate predation of actively growing bacteria: estimation by frequency of dividing-divided bacteria. Mar. Ecol. Progr. Ser. 19: 237-246.
- Dogiel V. A. 1965 : General Protozoology. 2nd. edition, Oxford 747 pp.
- Dragesco J. 1960 : Les cilies mesopsammiques littoraux. Trav. Stat. Biol. Roscoff 12: 5-356.
- Eckman J. E. 1985 : Flow distribution by an animal-tube mimic affects sediment bacterial colonization. J. Mar. Res. 43: 419-435.
- Efimoff W. W. 1924 : Über Ausfrieren und Überkälterung der Protozoen. Arch. Protistenk. 49: 431-446.
- Faure-Fremiet E. 1950 : Caulobacteries epizoïques associées aux centrophorella (cilies holotriches). Bull. Soc. Zool. France 75: 134-137.
- Fenchel T. 1967: The ecology of marine microbenthos. I. The quantitative importance of ciliates as compared with metazoans in various types of sediments. Ophelia 4: 121-137.
- Fenchel T. 1968 a) : The ecology of marine microbenthos. II. The food of marine benthic ciliates. Ophelia 5: 73-121.
- Fenchel T. 1968 b) : The ecology of marine microbenthos. III. The reproductive potential of ciliates. Ophelia 5: 123-136.
- Fenchel T. 1969 : The ecology of marine microbenthos. IV. Structure and function of the benthic ecosystem, its chemical and physical factors and the microfauna communities with special reference to the ciliated protozoa. Ophelia 6: 1-182.
- Fenchel T. 1974 : Intrinsic rate of natural increase: the relationship with body size. Oecologia (Berlin) 14: 317-326.
- Fenchel T. 1980 a) : Suspension feeding in ciliated protozoa : functional response and particle size selection. Microb. Ecol. 6: 1-11.
- Fenchel T. 1980 b) : Suspension feeding in ciliated protozoa : feeding rates and their ecological significance. Microb. Ecol. 6: 13-25.

- Fenchel T. 1980 c) : Suspension feeding in ciliated protozoa: structure and function of feeding organelles. Arch. Protistenk. 123: 239-260.
- Fenchel T. 1980 d) : Relation between particle size selection and clearance in suspension-feeding ciliates. Limnol. Oceanogr. 25: 733-738.
- Fenchel T. 1982 a) : Ecology of heterotrophic microflagellates. I. Some important forms and their functional morphology. Mar. Ecol. Progr. Ser. 8: 211-223.
- Fenchel T. 1982 b) : Ecology of heterotrophic microflagellates. II. Bioenergetics and growth. Mar. Ecol. Progr. Ser. 8: 225-231.
- Fenchel T. 1982 c) : Ecology of heterotrophic microflagellates. III. Adaptations to heterogeneous environments. Mar. Ecol. Progr. Ser. 9: 25-33.
- Fenchel T. 1982 d) : Ecology of heterotrophic microflagellates. IV. Quantitative occurrence and importance as bacterial consumers. Mar. Ecol. Progr. Ser. 9: 35-42.
- Fenchel T. 1986 : Protozoan filter feeding. Progr. Protistol. 1: 65-113.
- Fenchel T. 1987 : Ecology of protozoa. Springer, Berlin. pp. 197.
- Fenchel T. & Finlay B. J. 1983 : Respiration rates in heterotrophic, free-living protozoa. Microb. Ecol. 9: 99-122.
- Fenchel T. & Finlay B. J. 1984 : Geotaxis in the ciliated protozoan *Loxodes*. J. Exp. Biol. 110: 17-33.
- Fenchel T. & Jansson B.-O. 1966 : On the vertical distribution of the microfauna in the sediments of a brackish-water beach. Ophelia 3: 161-177.
- Fenchel T. & Jonsson P. R. 1988 : The functional biology of Strombidium sulcatum, a marine oligotrich ciliate (Ciliophora, Oligotrichina). Mar. Ecol. Progr. Ser. 48: 1-15.
- Fenchel T. & Riedl R. J. 1970 : The sulfide system : a new biotic community underneath the oxidized layer of marine sand bottoms. Mar. Biol. 7: 255-268.
- Fenchel T., Perry T. & Thane A. 1977 : Anaerobiosis and symbiosis with bacteria in free-living ciliates. J. Protozool. 24 (1): 154-163.
- Finlay B. J. 1977 a) : The dependence of reproductive rate on cell size and temperature in freshwater ciliated protozoa. Oecologia (Berlin) 30: 75-81.
- Finlay B. J. 1977 b) : The ecology of benthic ciliated protozoa. J. Protozool. 24: 11A.
- Finlay B. J. 1978 : Community production and respiration by ciliated protozoa in the benthos of a small eutrophic loch. Freshw. Biol. 8: 327-341.
- Finlay B. J. 1981 : Oxygen availability and seasonal migrations of ciliated protozoa in a freshwater lake. J. Gen. Microbiol. 123: 173-178.
- Finlay B. J. 1982 : Effects of seasonal anoxia on the community of benthic ciliated protozoa in a productive lake. Arch. Protistenk. 125: 215-222.

- Finlay B. J., Laybourn J. & Strachan I. 1979 : A technique for the enumeration of benthic ciliated protozoa. *Oecologia* (Berlin) 39: 375-377.
- Finlay B. J., Span A. S. W. & Harman J. M. P. 1983 : Nitrate respiration in primitive eukaryotes. *Nature* 303: 333-336.
- Fjerdingstad E. 1971 : Microbial criteria of environment qualities. *Ann. Rev. Microbiol.* 25: 563-581.
- Fortner H. 1925 : Über die Gesetzmäßigkeit der Wirkungen des osmotischen Druckes physiologisch indifferenter Lösungen auf einzellige, tierische Organismen. *Biol. Zentralbl.* 45: 417-446.
- Frisch J. A. 1940 : The experimental adaptation of *Paramecium* to sea water. *Arch. Protistenk.* 93: 38-71.
- Gast V. 1983 : Untersuchungen über die Bedeutung der Bakterien als Nahrungsquelle für das Mikrozooplankton der Schlei und der Ostsee unter besonderer Berücksichtigung der Ciliaten. Diss. Univ. Kiel, 159 pp.
- Giesy J. P. 1980 (ed.) : Microbiocoenoses in an antarctic pond. *Microcosms in ecological research. DOE Sympos. Ser. 52*, Washington D. C..
- Goulder R. 1971 : The effects of saprobic conditions on some ciliated protozoa in the benthos and hypolimnion of a eutrophic pond. *Freshw. Biol.* 1: 307-318.
- Goulder R. 1973 : Observations over 24 hours on the quantity of algae inside grazing ciliated protozoa. *Oecologia* (Berlin) 13: 177-182.
- Graf G. 1988: Benthisch-pelagische Kopplung aus benthischer Sicht. *Habil. Schr. Univ. Kiel*, 75 pp.
- Grafenstein U. von 1982 : Zur Erosionswirkung von Seegang; Beobachtungen an Wellenrippeln in der Kieler Bucht (Westl. Ostsee). *SFB 95, Report Nr. 63*, Univ. Kiel.
- Gray J. S. 1984 : *Ökologie mariner Sedimente*. Übersetzt von Rumohr H. Springer, Berlin, 193 pp.
- Güde H. 1979 : Grazing by protozoa as selection factor for activated sludge bacteria. *Microb. Ecol.* 5: 225-237.
- Hagström A., Azam F., Andersson A., Wikner J. & Rassoulzadegan F. 1988 : Microbial loop in an oligotrophic pelagic marine ecosystem : possible roles of cyanobacteria and nanoflagellates in the organic fluxes. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 49: 171-178.
- Hamburger K. & Zeuthen E. 1970 : Respiratory responses to dissolved food of starved, normal and division-synchronized *Tetrahymena* cells. *C. R. Trav. Labor. Carlsberg* 38: 145-161.
- Hamilton R. D. & Preslan J. E. 1969 : Cultural characteristics of a pelagic marine hymenostome ciliate, *Uronema* sp.. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 4: 99-99.
- Hartwig E. 1973 a) : Die Ciliaten des Gezeitensandstrandes der Nordseeinsel Sylt. I. Systematik. *Mikrof. Meeresb.* Nr. 18. Mainz.

- Hartwig E. 1973 b) : Die Ciliaten des Gezeitensandstrandes der Nordseeinsel Sylt. II. Ökologie. Mikrof. Meeresb. Nr. 21. Mainz.
- Hartwig E. 1974 : Verzeichnis der im Bereich der deutschen Meeresküste angetroffenen interstitiellen Ciliaten. Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. 71: 7-21.
- Hartwig E. 1982 : Effect of temperature and oxygen on the distribution of Diophrys scutum Dujardin (Ciliophora, Hypotrichida) on a temperate sandy beach. An ecophysiological study. Cahr. Biol. Mar. 23: 227-242.
- Heinbokel J. F. 1987 : Diel periodicities and rates of reproduction in natural populations of Tintinnines in the oligotrophic waters off Hawaii, September 1982. Mar. Microb. Food webs 2 (1): 1-14.
- Hewes C. D. & Holm-Hansen O. 1983 : A method for recovering nanoplankton from filters for identification with the microscope: The filter-transfer-freeze (FTF) technique. Limnol. Oceanogr. 28 (2): 389-393.
- Hewett S. W. 1980 : Prey-dependent cell size in a protozoan predator. J. Protozool. 27 (3): 311-313.
- Hopkinson C. S., Sherr B. F. & Ducklow H. W. 1987 : Microbial regeneration of ammonium in the water column of Davies Reef, Australia. Mar. Ecol. Progr. Ser. 41: 147-153.
- Ikeda T. & Skjoldal H. R. 1980 : The effect of laboratory conditions on the extrapolation of experimental measurements to the ecology of marine zooplankton. VI. Changes in physiological activities and biochemical components of Acetes sibogae australis and Acartia australis after capture. Mar. Biol. 58: 285-293.
- Jackson K. M. & Berger J. 1984: Survival of ciliate protozoa under starvation conditions and at low bacterial levels. Microb. Ecol. 10: 47-59.
- James T. W. & Read C. P. 1957 : The effect of incubation temperature on the cell size of Tetrahymena pyriformis. Exp. Cell Res. 13: 510-516.
- Jenkins R. A. 1964 : Osmium tetroxide vapor fixation of protozoan cells. J. Cell Biol. 23: 46A.
- Johnson P. W., Xu H.-S. & Sieburth J. McN. 1982 : The utilization of chroococcoid cyanobacteria by marine protozooplankters but not by calanoid copepods. Ann. Inst. Oceanogr. Paris 58 (S): 297-308.
- Kahl A. 1935 : Wimpertiere. In: Dahl F.: Die Tierwelt Deutschlands I. Jena, pp. 886.
- Karg S. 1979 : Vergleichende Produktivitätsuntersuchungen am Mikrophytobenthos in der Kieler Förde. SFB 95, Report No. 50, Univ. Kiel, pp. 73.
- Karl D. M. & Novitsky J. A. 1988 : Dynamics of microbial growth in surface layers of a coastal marine sediment ecosystem. Mar. Ecol. Progr. Ser. 50: 169-176.
- Kemp P. F. 1987 : Potential impact on bacteria of grazing by a macrofaunal deposit-feeder, and the fate of bacterial production. Mar. Ecol. Progr. Ser. 36: 151-161.

- Kemp P. F. 1988 : Bacterivory by benthic ciliates: significance as a carbon source and impact on sediment bacteria. Mar. Ecol. Progr. Ser. 49: 163-169.
- Kimor B. 1976 : The fixation and preservation of marine protozoa: some problems and general considerations. In: Steedman H. F. (ed.): Zooplankton fixation and preservation. Unesco Press Paris.
- Kölmel R. 1977 : Ökosysteme im Wechsel zur Anaerobiose. Zoobenthos und Abbau in zeitweise anoxischen Biotopen der Kieler Bucht. Diss. Univ. Kiel.
- Kopylov A. I. 1979 : Chemical composition and caloric value of infusoria. Oceanology 19 (5): 586-589.
- Kovaleva V. G. & Raikov I. B. 1972 : Saccules enigmatiques en "soucoupes" et leur relation avec les protrichocystes chez le cilie holotriche Trachelonema sulcata Kovaleva. Protistolog. 8 (4): 413-425.
- Laval-Peuto M., Salvano P., Gayol P. & Greuet C. 1986 : Mixotrophy in marine planktonic ciliates : ultrastructural study of Tontonia appendiculariformis (Ciliophora, Oligotrichina). Mar. Microb. Food Webs 1 (2): 81-104.
- Lee C. C. & Fenchel T. 1972 : Studies on ciliates associated with sea ice from Antarctica. II. Temperature responses and tolerances in ciliates from antarctic, temperate and tropical habitats. Arch. Protistenk. 114: 237-244.
- Legner M. 1973 : Experimental approach to the role of protozoa in aquatic ecosystems. Amer. Zool. 13: 177-192.
- Legner M. 1977 : A simple method for the preservation of the qualitative samples of free-living ciliates. J. Protozool. 24: 52A.
- Lighthart B. 1969 : Planktonic and benthic bacteriovorous protozoa at eleven stations in Puget Sound and adjacent Pacific Ocean. J. Fish. Res. Board Canada 26: 299-305.
- Lopez G. R. & Holopainen I. J. 1987 : Interstitial suspension-feeding by Pisidium spp. (Pisidiidae: Bivalvia): A new guild in the lentic benthos ? Am. Malacol. Bull. 5 (1): 21-30.
- Lovell C. R. & Konopka A. 1985 : Seasonal bacterial production in a dimictic lake measured by increases in cell numbers and thymidine incorporation. Appl. Environm. Microbiol. 49 (3): 492-500.
- McManus G. B. & Fuhrman J. A. 1988: Control of marine bacterioplankton populations: measurement and significance of grazing. Hydrobiologia 159: 51-62.
- Meyer-Reil L.-A. 1983 : Benthic response to sedimentation events during autumn to spring at a shallow water station in the Western Kiel Bight. Mar. Biol. 77: 247-256.
- Meyer-Reil L.-A. 1987 : Bakterien in Sedimenten der Kieler-Bucht: Zahl, Biomasse und Abbau von organischem Material. Habil. Univ. Kiel, pp. 155.
- Meyer-Reil L.-A. & Graf G. 1986 : Seasonal development of bacterial communities in a coastal marine sediment as related to the input of organic material. IFREMER, Act. Colloq. 3: 55-59.

- Montagna P. A. 1984 : In situ measurement of meiobenthic grazing rates on sediment bacteria and edaphic diatoms. Mar. Ecol. Progr. Ser. 18: 119-130.
- Moriarty D. J. W. 1977 : Improved method using muramic acid to estimate biomass of bacteria in sediments. Oecologia (Berlin) 26: 317-323.
- Moriarty D. J. W., Pollard P. C., Hunt W. G., Moriarty C. M. & Wassenberg T. J. 1985 : Productivity of bacteria and microalgae and the effect of grazing by holothurians in sediments on a coral reef flat. Mar. Biol. 85: 293-300.
- Mow-Robinson J. M. & Rheinheimer G. 1985 : Comparison of bacterial populations from the Kiel Fjord in relation to the presence or absence of benthic vegetation. Bot. Mar. 28: 29-39.
- Nagata T. 1986 : Carbon and nitrogen content of natural planktonic bacteria.
- Nagel H.-D., Spittler P., Oertzen J.-A. von & Kreutzmann R. 1973 : Benthogener Phytodetritus eutrophierter Küstengewässer als Energiequelle für Sekundärproduzenten. Wiss. Z. Univ. Rostock, Math.-Natwiss. Reihe 10: 1129-1132.
- Nakatani I. 1970 : Effects of various chemicals on the behaviour of Paramecium caudatum. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. 6. Zool. 17: 401-410.
- Nedwell D. B. 1987 : Distribution and pool sizes of microbially available carbon in sediment measured by a microbiological assay. FEMS Microbiol. Ecol. 45: 47-52.
- Newell R. C. & Linley E. A. S. 1984 : Significance of microheterotrophs in the decomposition of phytoplankton : estimates of carbon and nitrogen flow based on the biomass of plankton communities. Mar. Ecol. Progr. Ser. 16: 105-119.
- Newell R. C. & Turley C. M. 1987 : Carbon and nitrogen flow through pelagic microheterotrophic communities. South Africa J. Mar. Sci. 5: 717-734.
- Newell S. Y. & Christian R. R. 1981 : Frequency of dividing cells as an estimation of bacterial productivity. Appl. Environm. Microbiol. 42 (1): 23-31.
- Nilsson J. R. 1977 : On food vacuoles in Tetrahymena pyriformis GL. J. Protozool. 24: 502-507.
- Novitsky J. A. 1987: Microbial growth rates and biomass production in a marine sediment: evidence for a very active but mostly nongrowing community. Appl. Environm. Microbiol. 53 (10): 2368-2372.
- Nygaard K., Borsheim K. Y. & Thingstad T. F. 1988 : Grazing rates on bacteria by marine heterotrophic microflagellates compared to uptake rates of bacterial-sized monodisperse fluorescent latex beads. Mar. Ecol. Progr. Ser. 44: 159-165.
- Odum E. P. 1980 : Grundlagen der Ökologie. Bd. 1 : Grundlagen. Übersetzt von Overbeck J. & Overbeck E.. Thieme Verlag, Stuttgart, pp. 559.
- Pace M. L. 1988 : Bacterial mortality and the fate of bacterial production. Hydrobiologia 159: 41-49.
- Pollehne F. 1981 : Die Sedimentation organischer Substanz, Remineralisation und Nährsalzrückführung in einem marinen Flachwasserökosystem. SFB 95, Report No. 57, Univ. Kiel, pp. 150.

- Pomeroy L. R. & Wiebe W. J. 1988 : Energetics of microbial food webs. *Hydrobiologia* 159: 7-18.
- Porter K. G., Sherr E. B., Sherr B. E., Pace M. & Sanders R. W. 1985 : Protozoa in planktonic food webs. *J. Protozool.* 32 (3): 409-415.
- Pratt J. R. & Cairns J. 1985 : Functional groups in the protozoa: roles in differing ecosystems. *J. Protozool.* 32 (3): 415-423.
- Raikov I. B. 1962 : Les cilies mesopsammiques du littoral de la Mer Blanche (U.R.S.S.) avec une description de quelques especes nouvelles ou peu connues. *Cahr. Biol. Mar.* 3: 325-361.
- Raikov I. B. 1972 : Ultrastructures cytoplasmiques de Kentrophoros latum Raikov, cilie holotriche psammophile : Organisation corticale, endoplasme et trichocystes. *Ann. Stat. Biol. Besse-en-Chandesse* 6-7: 21-53.
- Raikov I. B. 1974 : Etude ultrastructurale des bacteries epizoiques et endozoiques de Kentrophoros latum Raikov, cilie holotriche mesopsammique. *Cahr. Biol. Mar.* 15: 379-393.
- Raikov I. B., Gerassimova-Matvejeva Z. P. & Puytorac P. de 1975 : Cytoplasmic fine structure of the marine psammobiotic ciliate Tracheloraphis dogieli Raikov. I. Somatic infraciliature and cortical organelles. *Acta Protozool.* 14 (1): 17-42.
- Rassoulzadegan F., Laval-Peuto M. & Sheldon R. W. 1988 : Partitioning of the food ration of marine ciliates between pico- and nanoplankton. *Hydrobiologia* 159: 75-88.
- Reimers T. 1976 : Anoxische Lebensräume Struktur und Entwicklung der Mikrobiozönose an der Grenzfläche Meer/Meeresboden. *Diss. Univ. Kiel*, pp. 134.
- Repak A. J. 1983 : Suitability of selected marine algae for growing the marine heterotrich ciliate Fabrea salina. *J. Protozool.* 30 (1): 52-54.
- Rheinheimer G. 1977 : Bakteriologisch-ökologische Untersuchungen in Sandstränden an Nord- und Ostsee. *Botan. Mar.* 22: 385-400.
- Rheinheimer G. 1981 : Investigations on the role of bacteria in the food web of the Western Baltic. *Kieler Meeresforsch. Sonderh.* 5: 284-290.
- Rheinheimer G. 1984 a) : Bacterial ecology of the north and baltic seas. *Botan. Mar.* 27: 277-299.
- Rheinheimer G. 1984 b) : The role of small heterotrophs (bacteria and protozoa) in a shelf ecosystem (western baltic). *Rapp. p.- v. Reun. Cons. Perm. int. Explor. Mer.* 183: 144-151.
- Richardson K. C., Janett L. & Finke E.H. 1960 : Embedding in epoxy resins for ultrathin sectioning in electron microscopy. *J. Stain Technol.* 35: 313-323.
- Rieper M. 1978 : Bacteria as food for marine harpacticoid copepods. *Mar. Biol.* 45: 337-345.
- Rieper M. & Bianchi A. (ed.) 1984 : Relationships between bacteria and marine copepods. *Colloq. Int. CNRS.* 331: 169-172.

- Rieper M. & Flotow C. 1981 : Feeding experiments with bacteria, ciliates and harpacticoid copepods. pp. 370-375. In: Rheinheimer G., Flügel H., Lenz J. & Zeitschel B. (eds.): Lower organisms and their role in the food web. Kieler Meeresforsch. 5.
- Rivier A., Brownlee D.C., Sheldon R. W. & Rassoulzadegan F. 1985 : Growth of microzooplankton : a comparative study of bacterivorous zooflagellates and ciliates. Mar. Microb. Food Webs, Paris, 1: 51-60.
- Sawyer T. K. 1980 : Marine amebae from clean and stressed bottom sediments of the Atlantic Ocean and the Gulf of Mexico. J. Protozool. 27 (1): 13-32.
- Scharf E. M. 1979 : Die Bedeutung benthischer heterotropher Protozoen (Ciliaten) im Stoffkreislauf und Energiefluss eines mesohalinen Brackgewässers (Barther Bodden). Diss. Univ. Rostock, pp. 169.
- Scheer B. T. 1969 : Tierphysiologie. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Scheibel W. 1972 : Quantitativ-ökologische Untersuchungen am uferfernen Mesopsammon in der Kieler Bucht. Diss. Univ. Kiel, pp. 105.
- Schlunbaum G., Nausch G., Nessim R. B., Arlt G. & Stolle S. 1981 : Sedimentchemische Untersuchungen in Küstengewässern der DDR. XIII. Spezielle Untersuchungen zur Beschaffenheit der Sedimentoberflächenschicht des Grabow. Wiss. Z. Wilhelm-Pieck-Univ. Rostock, Math.-Naturwiss. Reihe 4/5: 79-91.
- Schönborn W. 1977 : Production studies in protozoa. Oecologia (Berlin) 27: 171-184.
- Schönborn W. 1981 : Die Ziliatenproduktion eines Baches. Limnologica (Berlin) 13 (1): 203-212.
- Schoener T. W. 1983: Rate of species turnover decreases from lower to higher organisms: a review of data. Oikos 41: 372-377.
- Schweimer M. 1976 : Erosionshäufigkeit in der westlichen Ostsee als Folge des Seegangs. SFB 95, Report No. 21, Univ. Kiel, pp. 59.
- Schwinghamer P., Hargrave B., Peer D. & Hawkins C. M. 1986 : Partitioning of production and respiration among size groups of organisms in an intertidal benthic community. Mar. Ecol. Prog. Ser. 31: 131-142.
- Scott J.M. 1985: The feeding rates and efficiencies of a marine ciliate, *Strombidium* sp., grown under chemostat steady-state conditions. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 90: 81-95.
- Seibold E., Exon N., Hartmann M., Kögler F. C., Krumm H., Lutze G. F., Newton R. S. & Werner F. 1971 : Marine geology of Kiel Bay. Sedimentology of parts of Central Europe. Guidebook. VIII. Int. Sediment. Congress, pp. 209-235.
- Servais P., Billen G. & Rego J. V. 1985 : Rate of bacterial mortality in aquatic environments. Appl. Environm. Microbiol. 49 (6): 1448-1454.
- Seto M. & Tazaki T. 1971 : Carbon dynamics in the food chain system of *Glucose - Escherichia coli - Tetrahymena vorax*. Japan. J. Ecol. 21 (5-6): 179-187.

- Sherr E. B. 1988 : Direct use of high molecular weight polysaccharide by heterotrophic flagellates. *Nature* 335: 348-351.
- Sherr B. & Sherr E. 1983 a) : Enumeration of heterotrophic microprotozoa by epifluorescence microscopy. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 16: 1-7.
- Sherr B. F. & Sherr E. B. 1984 : Role of heterotrophic protozoa in carbon and energy flow in aquatic ecosystems. pp. 412-423 In : Klug M. J. & Reddy C. A. (eds.): *Current perspectives in microbial ecology*. American Society for Microbiology, Washington, D. C..
- Sherr E. B. & Sherr B. F. 1983 b) : Double-staining epifluorescence technique to assess frequency of dividing cells and bacterivory in natural populations of heterotrophic microprotozoa. *Appl. Environm. Microbiol.* 46 (6): 1388-1391.
- Sherr E. B. & Sherr B. F. 1987 : High rates of consumption of bacteria by pelagic ciliates. *Nature* 325: 710-711.
- Sherr B. F., Sherr E. B. & Berman T. 1982 : Decomposition of organic detritus: A selective role for microflagellate protozoa. *Limnol. Oceanogr.* 27 (4): 765-769.
- Sherr B. F., Sherr E. B. & Fallon R. D. 1987 : Use of monodispersed, fluorescently labeled bacteria to estimate in situ protozoan bacterivory. *Appl. Environm. Microbiol.* 53 (5): 958-965.
- Sherr B. F., Sherr E. B. & Rassoulzadegan F. 1988 : Rates of digestion of bacteria by marine phagotrophic protozoa : temperature dependence. *Appl. Environm. Microbiol.* 54 (5): 1091-1095.
- Sibbald M. J. & Albright L. J. 1988 : Aggregated and free bacteria as food sources for heterotrophic microflagellates. *Appl. Environm. Microbiol.* 54 (2): 613-616.
- Sich H. 1985 : Untersuchungen an Mikrozoobenthos in Sand-Mudsedimenten der Kieler Bucht. *Dipl. Arb. Univ. Kiel*, pp. 95.
- Sieburth J. McN. 1984 : Protozoan bacterivory in pelagic marine waters. pp. 405-444. In: Hobbie J. E. & Williams P. J. leB. (eds.) : *Heterotrophic activity in the sea*. Plenum Press; New York.
- Sieracki M. E., Haas L. W., Caron D. A. & Lessard E. J. 1987 : Effect of fixation on particle retention by microflagellates : underestimation of grazing rates. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 38: 251-258.
- Simon M. 1988 : Growth characteristics of small and large free-living and attached bacteria in lake Constance. *Microb. Ecol.* 15: 151-163.
- Small E. B. 1973 : A study of ciliate protozoa from a small polluted stream in east-central Illinois. *Amer. Zool.* 13: 225-230.
- Smetacek V. 1981 : The annual cycle of protozooplankton in the Kiel Bight. *Mar. Biol.* 63: 1-11.
- Stachurska T. 1970 : Food ration and the time of reduplication of Dileptus cygnus Clap. et Lach. population in different food conditions. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 17 (30) 1/2: 303-308.

- Stoecker D. K. 1984 : Particle production by planktonic ciliates.
Limnol. Oceanogr. 29 (5): 930-940.
- Stoecker D. K. & Egloff D. A. 1987 : Predation by Acartia tonsa Dana on planktonic ciliates and rotifers. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 110: 53-68.
- Stout J. D. 1973 : The relationship between protozoan populations and biological activity in soils. Amer. Zool. 13: 193-201.
- Stout J. D. 1980 : The role of protozoa in nutrient cycling and energy flow.
Adv. Microbiol. Ecol. 4: 1-50.
- Takahashi M. & Hiwatashi K. 1970 : Disappearance of mating reactivity in Paramecium caudatum upon repeated washing. J. Protozool. 17 (3): 417-420.
- Taylor G.T. 1982 : The role of pelagic heterotrophic protozoa in nutrient cycling: a review. Ann. Inst. Oceanogr. Paris 58 (S): 227-241.
- Taylor W. D. 1978 a) : Maximum growth rate, size and commonness in a community of bacterivorous ciliates. Oecologia (Berlin) 36: 263-272.
- Taylor W.D. 1978 b) : Growth response of ciliated protozoa to the abundance of their prey. Microb. Ecol. 4: 207-214.
- Taylor W. D. & Berger J. 1980 : Microspatial heterogeneity in the distribution of ciliates in a small pond. Microbiol. Ecol. 6: 27-34.
- Tremaine S. C. & Mills A. L. 1987 : Tests of the critical assumptions of the dilution method for estimating bacterivory by microeucaryotes.
Appl. Environm. Microbiol. 53 (12): 2914-2921.
- Turley C. M., Newell R. C. & Robins D. B. 1986 : Survival strategies of two small marine ciliates and their role in regulating bacterial community structure under experimental conditions. Mar. Ecol. Progr. Ser. 33: 59-70.
- Uhlig G. 1965 : Untersuchungen zur Extraktion der vagilen Mikrofauna aus marinen Sedimenten. Verh. Deutsche Zool. Ges. Jena: 151-157.
- Uhlig G., Thiel H. & Gray J. S. 1973 : The quantitative separation of meiofauna; a comparison of methods. Helgoländer wiss. Meeresunters. 25: 173-195.
- Vietinghoff U., Scharf E.-M., Hubert M.-L. & Schnese W. 1982 : Ein mathematisches Teilmodell des Kompartimentes Protozoa-Ciliata im Benthos des Ökosystems Barther Bodden.
Wiss. Zeitschr. Wilhelm-Pieck-Univ. Rostock, Math-Naturwiss. Reihe 6: 79-87.
- Virtanen A. 1985 : Bacterial numbers, biomass, activity and production at a site in the Tvärminne area of the Gulf of Finland. Aqua Fennica 15 (1): 143-160.
- Wasmund N. 1986 : Die Größe der Primärproduktion im Barther Bodden (südliche Ostsee) unter besonderer Berücksichtigung des Mikrophytobenthos.
Wiss. Z. Wilhelm-Pieck-Univ. Rostock, Math-Naturwiss. Reihe 5: 22-27.
- Weinholz P. 1985 : Auswertung mikropaläontologischer Datensätze aus der Kieler Bucht. Teil II. Dipl. Arb. Univ. Kiel.

- Weise W. & Rheinheimer G. 1979 : Fluoreszenzmikroskopische Untersuchungen über die Bakterienbesiedlung mariner Sedimente. Bot. Mar. 22: 99-106.
- Wenzel F. & Liebsch H. 1975 : Quantitative Untersuchungen zur Nahrungsaufnahme von Stentor coeruleus Ehrenberg. Zool. Anz. Jena 195 (5/6): 319-337.
- White D. C. & Findlay R. H. 1988 : Biochemical markers for measurement of predation effects on the biomass, community structure, nutritional status, and metabolic activity of microbial biofilms. Hydrobiologia 159: 119-132.
- White D. C., Davis W. M., Nickels J. S., King J. D. & Bobbie R. J. 1979 : Determination of the sedimentary microbial biomass by extractible lipid phosphate. Oecologia (Berlin) 40: 51-62.
- Wikner J. & Hagström A. 1988 : Evidence for a tightly coupled nanoplanktonic predator-prey link regulating the bacterivores in the marine environment. Mar. Ecol. Progr. Ser. 50: 137-145.
- Winberg G. G. 1971 : Methods for the estimation of production of aquatic animals. Academic Press, London, pp. 175.
- Wright J. M. 1983 : Sand dwelling ciliates of South Wales. Cahr. Biol. Mar. 24: 187-210.
- Wright J. M. 1984 : The ecology of psammobiotic ciliates of South Wales. Cahr. Biol. Mar. 25: 217-239.
- Wright R. T. 1988 : A model for short-term control of the bacterioplankton by substrate and grazing. Hydrobiologia 159: 111-117.
- Wright R. T. & Coffin R. B. 1984 : Measuring microzooplankton grazing on planktonic marine bacteria by its impact on bacterial production. Microb. Ecol. 10: 137-149.
- Wyatt C. E. & Pearson T. H. 1981 : The Loch Eil project : Population characteristics of ciliate protozoans from organically enriched sea-loch sediments. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 56 (2-3): 279-303.

Anhang

Tabellarische Übersicht der gemessenen und kalkulierten Untersuchungsparameter mit der genauen Anzahl der Parallelmessungen () und den bearbeiteten Stationen (St.).

Gesamtdatensätze vom Untersuchungsgebiet Z : (52), St. 1 bzw. 2

zur Auswertung gelangten : (46) (45), St. 1 bzw. 2

Untersuchungs-Zeitraum : Februar 1986 - September 1988

<u>Winter</u> (+5 - -2 °C) (7)	<u>Frühjahr</u> (-2 - +5 °C) (10)(9)	<u>Sommer</u> (6 - 15 °C) (19)	<u>Herbst</u> (15 - 6 °C) (10)
-----------------------------------	---	-----------------------------------	-----------------------------------

Zusammenstellung der Einzelparameter

Ort	Messung	Kalkulation	Interpretation
STANDORT =====	$S \times 10^3$ (Salzgehalt im Wasser)	$\sigma_t \text{ g/cm}^3$ (Dichte)	<u>Austauschprozesse</u>
	t °C (Temperatur im Wasser)	(39); St. 2	im Wasserkörper
	<u>Beaufort</u> (Windstärke)	<u>Wellenwirktiefe</u>	<u>Erosion</u>
		(= Wassertiefe) (55)	
		(34) 25-6 Beauf. (September-März) (21) <5 Beaufort (April-Juni)	
	<u>Sedtemp.</u> °C (Sedimenttemperatur)	<u>"Generationszeit" d</u> der Ciliaten (44); St. 1 bzw. 2	<u>Vermehrungs-</u> <u>potential</u>
	<u>Sturm</u> (≥ 8 Beaufort)	<u>Sedimentverdriftung</u>	<u>Erosion</u>
		(12); St. 1 bzw 2	
	<u>Eisbedeckung</u>	<u>Stagnation</u> (7)	<u>Schichtung der</u> <u>Wassersäule</u>

Ort	Messung	Kalkulation	Interpretation
<u>LABOR</u> =====	<u>Wasser-Penetrationsdauer</u>	<u>sec/cm³</u> von 100 ml St.1 (14); St.2 (15)	<u>Sedimentpackung,</u> <u>Porenraum</u>
	<u>Eh-Werte mV</u>	<u>Redoxpotential</u> St.1 (44); St.2 (45)	<u>Austauschprozesse</u> <u>Sauerstoff</u>
	<u>Ciliatenabundanz</u>	<u>Individuendichte</u> N/g; St. 1 (46) St. 2 (45)	<u>Besiedlung</u>
	Ciliaten	<u>Biovolumen μm^3</u>	<u>Biomasse $\mu\text{g C/g}$</u>
	Ciliaten	<u>Produktion $\mu\text{gC/g-d}$</u>	<u>Nahrungsnetz</u> <u>P/B-Verhältnis</u>
		<u>Ernährungstyp % N/g</u>	<u>Trophiestruktur</u>
	<u>Bakterienzahl</u>	<u>Individuendichte</u> GBZ/g; St. 1 (24) St. 2 (12)	<u>Besiedlung</u>
	Bakterien	<u>FDC %; St. 1 (20)</u>	<u>Zellen in Teilung</u>
	Bakterien	<u>FPOWABZ/g; St.1 (5)</u> St.2 (15)	<u>Besiedlungsort</u>
	<u>Bakterienbiomasse</u>	<u>Biovolumen μm^3</u> St. 1 (19)	<u>Biomasse $\mu\text{g C/g}$</u>
	Bakterien	<u>Produktion $\mu\text{gC/g-d}$</u>	<u>Beitrag zum Nahrungs-</u> <u>netz und Stoffumsatz</u>
	<u>Organisches Material</u>	<u>organischer C</u> $\mu\text{g C/g}$; St. 1 (43) St. 2 (42)	<u>Nahrung</u>

VERSUCHE
=====

<u>Füttern</u> der Ciliaten mit Bakterien Zählung der Nahrungsvakuolen und der ingestierten, fluoreszierenden Bakterien Zeitreihe; 2 Temperaturen Euplotes 2 Arten; Sedimentciliatenpopulationen	<u>Vakzahl/Ciliat</u> <u>Bz/Vak</u> <u>Ciliatenvolumen</u> <u>Ciliatenzahl</u>	<u>Aufnahmerate;</u> <u>Vakuolenumsatz;</u> <u>Beitrag zur</u> <u>Ernährung</u>
---	---	--

BEOBACHTUNGEN
=====

<u>Ciliaten</u> (Sedimentpopulation)	<u>Teilung/Konjugation</u> <u>Plasma- Vakuoleninhalt</u> (TEM)	<u>Aktivität der Zellen;</u> <u>physiologischer Zustand</u> <u>Ernährungsart</u>
---	--	--

Tabellenanhang A): Zusammenstellung der Ciliatenabundanz- und Längenklassenwerte für Station 1, Gabelsflach 10 m

[illegible]

Teilz.: Zahl sich teilender Ciliaten

N: Individuenzahl

Sedtemp.: Sedimenttemperatur

Anzahl: Probenzahl

GCZ M: Gesamtciliatenzahl, Mittelwert

Std.: Standardabweichung

TZ M: Trachelocercidenzahl

RZ M: Remanellazahl

LAKL-1 M, LAKL-2 M, LAKL-3 M: Ciliatenlängenklasse 1, 2, 3 Mittelwerte

Tabellenanhang B): Zusammenstellung der Werte der Ciliatenlängenklassen in Prozent und der Abundanz der Ernährungstypen der Ciliaten für Station 1

Station 1 Datum	LÄKL 1 %	LÄKL 2 %	LÄKL 3 %	CARZ M N/g Ig	Schl.	HERZ M N/g Ig	Schl.	BAKZ M N/g Ig	Schl.	OMNZ M N/g Ig	Schl.	CARZ %	HERZ %	BAKZ %	OMNZ %
12-Feb-86	0	0	75	0	0	0,2	0,14	0,41	0,28	0	0	0	23,48	49,34	0
10-Mar-86	0	7,28	92,72	0,06	0,1	0,64	0,19	1,27	0,42	0,04	0,05	3,87	30,86	61,1	2,48
13-May-86	0	0,39	99,61	0	0	1,59	1,31	3,19	2,63	0,03	0,07	0	31,34	62,84	0,39
21-May-86	0	11,33	88,67	0	0	6,19	3,67	12,63	7,22	1,84	0,87	0	29,09	60,04	9,59
29-May-86	0	12,26	87,74	0,28	0,75	9,88	7,16	20,12	14,67	4,13	3,12	1	28,77	58,63	10,62
26-Jun-86	0	13,03	86,97	0,46	0,41	8,77	5,97	17,78	12,08	4,22	4,11	2,74	28,77	58,15	9,85
02-Jul-86	0	13,48	86,52	0,12	0,19	3,86	1,47	7,84	2,94	1,51	0,73	0,88	28,47	57,91	12,51
06-Aug-86	0	19,7	80,3	0,66	0,64	7,49	3,16	15,29	6,35	4,96	2,89	2,26	26,34	53,96	17,15
14-Aug-86	0	15,4	84,6	0,46	0,56	10,79	9,63	21,94	19,55	3,45	1,47	1,18	27,83	54,83	13,49
23-Sep-86	4,61	13,63	81,76	0,41	0,51	7,62	5,04	15,79	10,41	4,24	3,91	1,55	26,94	58,86	15,58
07-Oct-86	2,43	20,64	76,93	0,51	0,33	9,47	5,67	19,97	12,48	6,16	4,23	2,05	26,5	53,42	18,1
22-Oct-86	1,25	19,27	79,48	0,45	0,23	10,78	6,19	21,96	12,9	6,46	2,78	1,98	26,89	54,34	16,8
05-Nov-86	0,44	14,23	85,33	0,42	0,26	12,52	7,22	25,59	14,72	4,14	2,01	1,15	28,56	58,37	11,44
18-Nov-86	5,03	27,86	67,1	0,29	0,39	5,98	7,73	11,89	15,4	5,02	3,89	2,15	20,77	42,58	30,4
03-Dec-86	2,35	28,44	69,21	0,12	0,18	11,95	11,6	24,43	23,41	12,49	7,55	0,39	22,65	46,47	29,67
12-Dec-86	0,33	18,92	80,75	0,12	0,18	8,37	2,16	16,92	4,31	6,67	5	0,33	26,77	54,14	18,44
17-Dec-86	0,11	14,87	85,02	0,1	0,18	11,49	4,77	23,31	9	6,52	4,18	0,16	28,03	56,67	14,61
07-Jan-87	0,31	30,53	69,16	0,07	0,16	7,43	5,09	15,07	10,45	8	5,17	1,21	22,68	45,91	29,13
27-Jan-87	0,98	18,55	80,47	0	0,01	3,09	2	6,18	4,38	2,31	2,42	0,02	25,99	52,89	19,51
10-Feb-87	0,31	13,45	86,24	0,01	0,04	3,61	2,38	7,26	4,78	1,66	1,04	0,2	28,38	57,08	13,56
25-Feb-87	0,22	27,72	72,06	0,03	0,08	1,19	0,9	2,41	1,82	1,29	0,74	0,74	22,81	46,31	27,36
19-Mar-87	0,88	20,74	78,38	0,02	0,03	1,12	0,28	2,17	1,53	0,91	0,24	0,16	26,01	51,11	20,18
01-Apr-87	0	12,16	87,84	0,01	0,03	1,36	0,99	2,63	1	0,6	0,62	0,17	28,22	57,48	11
14-Apr-87	1,07	15,12	83,81	0	0	5,55	3,87	8,96	5	1,99	1	0	32,2	54,78	10,81
21-Apr-87	0,72	47,31	51,98	0,04	0,07	2,44	0,82	3,81	1,26	4,67	1,44	0,33	21,88	33,81	42,44
24-Apr-87	1,59	33,16	66,26	0	0	6,11	3,28	6,54	3,39	2,04	1	0	39,73	42,64	16,4
28-Apr-87	1,09	26,2	72,7	0,06	0,09	10,82	4,98	14,92	7,96	4,34	2,19	0,34	33,93	48,42	14,99
12-May-87	0,23	16,53	83,24	0,08	0,19	12,4	7,99	20,36	14,05	2,78	1,24	0,26	34,96	55,46	9
20-May-87	0,69	8,26	91,06	0,11	0,14	11,49	9,06	20,35	16,94	1,09	0,71	0,28	34,43	60,44	4,33
27-May-87	0,33	28,76	70,9	0,11	0,18	5,98	5,15	9,85	9,16	4,14	2,98	0,96	28,38	46,16	22,72
10-Jun-87	2,01	17,88	80,11	0,06	0,18	7,97	6,47	11,82	9,11	2,58	2,59	0,12	34,22	52,59	11,45
24-Jun-87	0,25	20,35	79,4	0,22	0,24	10,69	6,01	16,68	11,25	2,98	1,98	0,68	34,13	52,91	9,86
18-Jul-87	0	8,24	91,76	0	0	7	6,46	13,25	12,09	1,12	1,92	0	33,99	60,06	4,45
20-Aug-87	1,28	12,92	85,8	0,31	0,33	8,59	5,98	15,6	10,9	1,85	1,04	1,28	31,11	54,7	10,08
07-Sep-87	1,04	20,82	78,14	0,55	0,6	15,1	7,99	26,6	14,29	7	4,21	1,28	29,78	52,15	16,36
04-Oct-87	0,72	30,49	68,79	0,21	0,23	9,32	3,58	15,52	5,46	8,33	4,98	0,69	27,77	46,01	25,01
16-Nov-87	0,86	26,02	73,11	0,06	0,17	6,62	5,71	9,75	9,41	3,29	4,22	0,08	36,68	49,08	14,11
13-Jan-88	1,22	16,77	82,01	0,01	0,03	2,66	2,21	4,51	3,59	0,96	0,7	0,04	32,48	54,57	12,12
02-Mar-88	0,51	21,91	77,55	0,01	0,03	3,22	2,98	4,38	4,51	0,95	1,05	0,05	34,35	49,95	9,67
29-Mar-88	0,72	20,94	78,34	0,03	0,08	2,54	1,48	3,51	2,01	0,56	0,29	0,26	37,61	51,81	9,02
06-Apr-88	0,34	20,98	78,68	0,07	0,08	6	4,29	9,44	7,18	1,43	0,93	0,39	34,25	52,33	10,8
18-Apr-88	0,48	15,76	83,76	0,08	0,14	6,71	3	9,31	4,15	0,71	0,86	0,32	39,81	55,56	3,83
02-May-88	0,68	16,9	82,42	0,1	0,18	6,09	3,89	8,69	5,66	0,66	0,29	0,95	38,37	54,51	5,56
04-Jul-88	0,45	28,21	71,33	0,08	0,13	5,75	4,34	7,31	5,86	1,82	1,59	1,23	38,59	47,13	11,29
04-Aug-88	1,27	18,3	80,43	0,03	0,07	7	4,02	12,44	6	2,82	1,62	0,09	33,1	53,44	12,67
09-Sep-88	1,55	26,71	71,75	0,18	0,19	5,84	2,16	9,42	3,98	3,87	1,54	0,89	30,29	47,82	20,56

LÄKL-1 M, LÄKL-2 M, LÄKL-3 M: Ciliatenlängenklasse 1, 2, 3 Mittelwerte
 CARZ M, HERZ M, BAKZ M, OMNZ M: Abundanz der carnivoren, herbivoren, bakterivoren und omnivoren Ciliaten Mittelwerte

Tabellenanhang C): Zusammenstellung der Ciliatenbiomassedaten für Station 1

Station 1 Datum	Biovol 1 M cum/g Tg	Sd.	Biovol 2 M cum/g Tg	Sd.	Biovol 3 M cum/g Tg	Sd.	GCB M cum/g Tg	Sd.	Biovol 1 %	Biovol 2 %	Biovol 3 %
12-Feb-86	0	0	0	0	743	512	743	512	0	0	100
10-Mar-86	0	0	2317	3271	2319	773	4636	2621	0	33,41	66,59
13-May-86	0	0	625	1397	5755	4745	6380	5481	0	5,02	94,98
21-May-86	0	0	4154	20715	22551	13379	64004	30217	0	65,93	34,07
29-May-86	0	0	94142	71680	35783	25790	129924	94940	0	64,3	35,7
26-Jun-86	0	0	97304	88740	31775	21533	129080	107148	0	64,9	35,1
02-Jul-86	0	0	32998	15711	14050	5290	47048	16277	0	68,46	31,54
05-Aug-86	0	0	114496	62661	27243	11292	141738	71230	0	79,01	20,99
14-Aug-86	0	0	84415	36873	39058	34606	123473	65628	0	71,96	28,04
23-Sep-86	534535	529999	71115	78145	27652	18168	633301	588589	71,55	15,18	13,27
07-Oct-86	313837	271358	137429	96952	34149	20919	485414	347797	58,83	32,91	8,26
22-Oct-86	99988	93109	150712	68644	38298	22293	288998	117228	31,09	54,79	14,12
06-Nov-86	42421	79473	106188	49562	44826	23888	193434	79890	17,75	57,86	24,38
18-Nov-86	238145	331736	95915	75474	21599	27450	355439	387833	49,15	43,02	7,83
03-Dec-86	299221	377130	244555	154392	43518	41745	587294	392916	43,16	48,85	7,99
17-Dec-86	28030	38479	137264	105313	30286	7794	195579	104350	17,54	64,8	17,66
25-Feb-87	6530	19589	25745	14690	4358	3266	202288	156454	5,55	69,17	25,28
19-Mar-87	22720	56319	18483	15901	3971	2763	45174	59203	15,83	67,24	16,93
01-Apr-87	0	0	13788	13466	4777	3263	18565	15089	0	52,48	47,52
14-Apr-87	65999	87050	59546	43843	16115	10573	141679	113964	30,45	48,47	24,08
21-Apr-87	28912	86737	103887	29671	7003	2244	139801	79071	8,57	85,83	5
24-Apr-87	94862	149558	91772	38149	11978	6111	198612	173791	25,38	65,78	8,84
28-Apr-87	161022	234731	148009	91121	26869	14347	335901	239746	30,35	59,68	9,97
12-May-87	31064	49216	100907	55540	36678	25317	168680	100840	12,56	64,74	22,69
20-May-87	45098	46477	48439	35146	36750	30335	130287	64627	30,81	41,5	27,7
27-May-87	32121	51218	104852	69243	17939	16361	184912	123109	12,56	74,96	12,57
10-Jun-87	101951	158134	89452	82436	21387	16368	212990	224358	32,26	51,81	15,94
24-Jun-87	20667	31049	112442	58883	29957	20130	163066	75836	12,76	69,53	17,7
15-Jul-87	0	0	36784	45669	24026	21733	60810	66090	0	86,45	43,55
20-Aug-87	57899	65615	56452	33762	28177	19510	143528	65152	33,64	43,85	22,51
07-Sep-87	160084	164767	189244	88999	47808	25700	397136	237180	32,07	54,14	13,79
04-Oct-87	78959	115234	202526	78824	27842	9733	309337	155854	17,74	70,55	11,71
16-Nov-87	46745	51875	99084	104733	17697	16941	163526	136024	24,36	64,38	11,26
13-Jan-88	39166	47115	26037	14972	8122	6463	73325	63162	33,87	50,99	15,14
02-Mar-88	19034	39405	39264	36784	7995	8108	64292	68093	11,5	69,92	18,57
29-Mar-88	17495	27803	27034	14993	6357	3609	60906	34581	19,54	64,85	15,6
06-Apr-88	25094	30101	60054	34441	17037	12966	102185	71431	18,13	64,99	16,88
18-Apr-88	38732	70477	55051	37983	16817	7470	110699	106970	18,97	59,78	22,25
02-May-88	23248	28569	48716	26192	15729	10195	87493	41068	22,32	58,8	18,88
06-Jul-88	41276	60061	79712	50275	13165	10512	134154	117572	15,86	72,88	11,26
04-Aug-88	85429	52014	81514	43316	22390	12046	189333	91923	42,98	44,88	12,14
09-Sep-88	108009	120599	99599	26750	16937	6991	224545	135182	34,53	56,04	9,43

Biovol-1 M, Biovol-2 M, Biovol-3 M: Biovoluminaklassen 1, 2, 3 der Ciliaten Mittelwerte; cµm: Kubikmikrometer (μm^3); GCB: Gesamtciliatenbiomasse

Tabellenanhang D): Zusammenstellung der Ciliatenabundanz- und Längenklassenwerte für Station 2, Gabelsflach 12 m

[illegible]

Teilz.: Zahl sich teilender Ciliaten

N: Individuenzahl

Sedtemp.: Sedimenttemperatur

Anzahl: Probenzahl

GCZ M: Gesamtciliatenzahl, Mittelwert

Std.: Standardabweichung

TZ M: Trachelocercidenzahl

RZ M: Remanellazahl

LAKL-1 M, LAKL-2 M, LAKL-3 M: Ciliatenlängenklasse 1, 2, 3 Mittelwerte

Tabellenanhang E): Zusammenstellung der Werte der Ciliatenlängenklassen in Prozent und der Abundanz der Ernährungstypen der Ciliaten für Station 2

Station 2 Datum	LÄKL. 1 %	LÄKL. 2 %	LÄKL. 3 %	CARZ M N/g Ig	Sd.	HERZ M N/g Ig	Sd.	BAKZ M N/g Ig	Sd.	OMNZ M N/g Ig	Sd.	CARZ %	HERZ %	BAKZ %	OMNZ %
12-Feb-66	0	0	100	0	0	0,33	0	0,7	0	0	0	0	33,33	66,67	0
10-Mar-66	0	13,56	86,44	0,01	0,03	0,64	0,61	1	1,22	0,02	0,11	0,25	24,71	55,45	13,3
13-Mar-66	0	0	100	0	0	3,47	2,23	6,94	4	0	0	0	33,27	66,58	0
21-Mar-66	0	19,76	80,24	0	0	7,54	9	15,49	18,61	3,25	2,13	0	23,99	52,56	19,17
29-Mar-66	0	8,96	91,04	0,25	0,53	16,89	7,02	33,98	14,05	5	4,85	0,29	30,2	60,81	8,41
26-Jun-66	0	6,62	93,38	0,5	0,42	15,21	8,83	30,85	17,8	2,04	1,35	1,33	30,45	61,09	5,24
02-Jul-66	0	7	92,2	0,09	0,09	5,31	4,64	10,73	9,32	1,88	2,85	0,46	29,62	60,8	7,18
05-Aug-66	0	9,28	90,72	1	0,73	26,75	18,44	54,06	37,23	4,84	1,62	2,29	30,1	60,97	6,86
14-Aug-66	0	6,49	93,51	0,51	0,58	22,24	10,31	45,02	20,8	3,82	3,33	0,64	31,04	62,8	5,71
23-Sep-66	20,57	16,52	51,9	0,12	0,22	3,27	3,34	6,49	6,85	3,13	2,18	0,51	17,28	32,74	35,49
07-Oct-66	4,33	25,9	69,77	0,08	0,17	7,39	5,18	15,35	10,42	8,25	5,46	0,2	22,83	44,18	27,96
22-Oct-66	2	17,27	80,53	0,19	0,2	8,12	4,62	16,38	9,12	5	3,77	0,56	26,31	53,44	18,43
05-Nov-66	0,37	17,48	81,95	0,08	0,11	6,28	4,81	12,95	9,63	3	3,64	0,24	26,23	53,2	16,49
18-Nov-66	5,74	30,63	63,63	0,08	0,13	2,28	1,17	4,94	2,29	3,65	1,81	0,62	19,79	42,69	33,95
03-Dec-66	3,18	24,27	72,56	0,09	0,27	3,23	2,01	6,61	4	2,96	1,87	1,31	23,46	47,75	25,71
12-Dec-66	0,56	18,76	80,67	0,44	0,58	19,13	21,12	38,52	42,23	11,67	9,49	0,41	23,45	53,43	18,59
17-Dec-66	0,38	33,26	66,57	0,07	0,13	3,78	3,49	8,03	7,05	4,74	2,04	0,19	20,48	44,47	31,83
07-Jan-67	1,32	30,21	69,47	0,16	0,18	7,84	4,16	15,94	8,38	12,92	12,26	0,45	22,48	45,96	30,4
27-Jan-67	1,05	13,02	85,94	0	0	2,63	1,72	5,34	3,41	1,14	0,63	0	27,05	64,32	14,06
10-Feb-67	0,61	12,34	87,04	0,04	0,1	5,81	2	11,46	5	2	1,11	0,18	28,82	67,91	12,65
25-Feb-67	0,37	15,18	84,45	0	0	1,96	1,53	3,98	3,08	1,13	1,02	0	26,84	55,13	15,55
19-Mar-67	1,48	6,45	92,07	0	0	3,35	1,99	6,73	3,98	0,75	0,42	0	30,08	60,82	7,93
01-Apr-67	1,44	4,87	93,69	0	0	0,94	0,77	1,87	1,59	0,19	0,21	0	27,14	64,82	4,92
14-Apr-67	2,71	5,59	91,7	0,01	0,04	5,53	3,51	10,93	6,71	1	1,36	0,04	30,21	60,53	7,68
21-Apr-67	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd
24-Apr-67	2,13	19	78,85	0,04	0,13	10,45	6,06	18,21	11,05	5,47	4,43	0,08	30,49	52,28	16,51
28-Apr-67	0,85	7,88	91,27	0	0	7	4,59	14,68	9,14	1	1,93	0	31,64	60,07	6,98
12-May-67	0,3	8,24	90,96	0,17	0,27	14,82	9,17	28,44	18,45	4	5,31	0,27	31,84	60,16	7
20-May-67	0,34	14,05	85,45	0,15	0,23	25,65	8,98	45,31	15,09	9,12	6,92	0,18	32,18	54,96	10,51
27-May-67	0	11,28	88,72	0	0	4,22	3,49	7,99	6,61	0,96	0,62	0	30,87	57,55	8,88
10-Jun-67	0,81	10,87	88,32	0,29	0,36	11,75	8,54	22,04	16,93	2,91	1,19	0,81	30,11	58,41	9,94
24-Jun-67	1,21	20,13	79,6	0,02	0,04	3	1,78	6,06	3,63	2,13	1,14	0,09	26,46	61,65	20,32
15-Jul-67	0,57	12,36	87,06	0,09	0,13	6,24	2,41	10,78	5,08	1,25	1,37	0,39	34,46	56,05	6,25
20-Aug-67	1	10,92	88,08	0,05	0,11	3,37	2,58	6,49	4,86	1,16	1,18	0,27	29,83	57,81	9,33
07-Sep-67	1,28	21,53	77,2	0	0	3,89	1,87	6,46	3,43	2,19	1,61	0	30,77	50,33	17,09
06-Oct-67	1,03	14,74	84,23	0,02	0,05	12,17	5,45	22,4	9,71	4,09	1,69	0,04	30,98	54,64	11,49
16-Nov-67	1,07	18,45	80,49	0,02	0,07	3,63	3,25	7,19	6,36	1,97	1,74	0,09	26,65	53,02	18,58
13-Jan-68	1,14	16,04	83,82	0,07	0,11	6,23	5,22	10,43	9,12	2,03	2,03	0,28	32,81	54,05	10,39
02-Mar-68	1,69	10,03	89,28	0,09	0,12	2,28	1,35	4,31	2,47	0,36	0,45	1	30,24	58,16	8,36
29-Mar-68	0,64	9,98	90,18	0,04	0,07	1,02	0,53	1,94	0,9	0,21	0,12	1,33	29,77	57,94	7,97
04-Apr-68	0,18	3,65	96,17	0,01	0,04	2,83	1,35	8,46	2,44	0,23	0,22	0,46	31,88	63,51	2,56
18-Apr-68	0,14	7,27	92,69	0,08	0,31	2,35	0,68	4,36	1,21	0,26	0,22	1,22	32,83	61,08	3,76
02-May-68	0,34	3,65	96,51	0,01	0,03	2,79	1,34	5,31	2,46	0,11	0,11	0,12	33,24	63,23	1,37
06-Jul-68	0,91	7,74	91,35	0,02	0,06	2,31	1,44	4,88	2,69	0,44	0,39	0,14	28,08	59,3	5,71
04-Aug-68	0,42	14,83	84,78	0,02	0,06	1,57	0,49	3,03	0,9	0,76	0,55	0,53	26,18	56,05	12,93
09-Sep-68	1,47	16,03	85,5	0,26	0,5	4,56	2	8,79	3,96	2,32	1	1,43	38,54	54,73	14,44

LAKL.1 M, LAKL.2 M, LAKL.3 M: Ciliatenlängenklasse 1, 2, 3 Mittelwerte
 CARZ M, HERZ M, BAKZ M, OMNZ M: Abundanz der carnivoren, herbivoren, bakterivoren
 und omnivoren Ciliaten Mittelwerte

Tabellenanhang F): Zusammenstellung der Ciliatenbiomassedaten für Station 2

Station 2 Datum	Biovol 1 M µm³/g Ig	Sd.	Biovol 2 M µm³/g Ig	Sd.	Biovol 3 M µm³/g Ig	Sd.	GCB M µm³/g Ig	Sd.	Biovol 1 %	Biovol 2 %	Biovol 3 %
12-Feb-86	0	0	0	0	1263	0	1263	0	0	0	100
10-Mar-86	0	0	1653	2010	2350	2201	4003	2389	0	43,19	56,81
13-May-86	0	0	0	0	12505	8105	12505	8105	0	0	100
21-May-86	0	0	68961	43027	27639	33030	94601	59562	0	74,14	25,86
29-May-86	0	0	113758	107547	61054	25276	174813	129256	0	58,63	41,36
26-Jun-86	0	0	51675	27809	55111	31899	106785	55735	0	51,26	48,74
02-Jul-86	0	0	40571	59635	19327	16581	59898	73753	0	50,6	49,4
05-Aug-86	0	0	129691	39678	96648	66497	226340	100321	0	60,19	39,81
14-Aug-86	0	0	88531	66777	80336	37079	148807	95933	0	47,79	52,21
23-Sep-86	543811	364369	35817	29181	11762	12290	891390	385629	80,74	5,72	2,43
07-Oct-86	392173	199049	145014	104562	27734	18578	569921	243832	68,05	24,9	7,05
22-Oct-86	178736	160893	102142	72779	29531	16340	310429	206186	44,59	42,07	13,34
05-Nov-86	48526	71218	76295	71224	23214	17449	148035	147531	17,59	61,9	20,51
18-Nov-86	256181	223376	64463	26983	8807	4131	329460	243808	61,8	34,25	3,95
03-Dec-86	132550	207774	54167	32392	11948	7304	218666	222231	45,15	37,81	17,34
12-Dec-86	192233	270969	231631	184750	69284	76222	493148	486182	25,46	58,48	15,86
17-Dec-86	47344	94687	98582	41025	14213	12534	160138	139506	13	77,84	9,16
07-Jan-87	128304	150887	257371	245971	28653	15146	414328	307369	28,75	61,08	10,17
27-Jan-87	34433	49487	20834	11991	9713	6148	64981	53997	30,14	49,2	20,66
10-Feb-87	32932	36097	41428	22623	21036	9351	95397	33103	27,77	45,77	26,46
28-Feb-87	11808	25676	22064	20147	7253	5546	41125	37007	14,19	62,22	23,59
19-Mar-87	37160	34362	12867	8795	12250	7194	62277	33948	44,61	28,31	27,08
01-Apr-87	19143	29904	3274	3973	3443	2856	28860	32093	27,79	18,26	53,95
14-Apr-87	123894	146418	21932	25147	19777	12078	165623	174398	52,61	19,31	28,08
21-Apr-87	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
24-Apr-87	236883	206967	124174	88137	32908	19895	393965	295213	51,52	37,89	10,9
28-Apr-87	69605	59366	38179	38233	26619	16438	134404	92863	39,1	33,85	27,36
12-May-87	43453	55056	92523	104713	51617	33168	187593	159556	17,88	47,12	35,01
20-May-87	85510	85692	240275	173732	81703	27108	407488	228673	19,54	56,62	23,85
27-May-87	0	0	24193	12386	14621	11892	38814	20592	0	63,78	36,22
10-Jun-87	66334	41703	64613	30106	41650	30443	172597	69600	35,49	38,89	25,61
24-Jun-87	53014	56200	41987	23126	11071	6597	106072	65242	34,27	50,46	15,26
18-Jul-87	39939	45334	44024	31351	19370	9126	103332	75511	26,33	45,38	28,34
20-Aug-87	70328	129556	23980	22198	11757	8732	106065	151048	24,41	31,36	44,24
07-Sep-87	40638	63726	54869	36348	11835	6151	107342	72930	21,14	62,33	16,53
06-Oct-87	117491	88431	105770	53318	39895	17277	243156	98219	40,71	43,51	15,79
16-Nov-87	62992	104883	38302	31808	13070	11502	114364	137404	22,38	54,12	23,5
13-Jan-88	93942	131949	57260	48967	19101	16562	170303	176031	39,49	46,51	13,99
02-Mar-88	16678	20150	10856	14528	7843	4486	35378	22352	33,23	31,32	35,46
29-Mar-88	9896	15319	5840	3966	3569	1630	19305	18203	23,98	39,94	36,09
06-Apr-88	2944	8833	5831	2282	10256	4776	19032	9226	7,89	33,17	58,94
18-Apr-88	3728	11184	10159	6682	7919	2196	21806	14630	6	45,05	48,35
02-May-88	14269	21576	5706	3859	9615	4432	29590	22369	25,03	26,86	48,11
04-Jul-88	24043	41517	12271	9286	8014	4830	44328	46501	24,15	35,29	40,56
04-Aug-88	13425	40275	17383	14281	5594	1632	36401	51914	7	63,25	28,95
09-Sep-88	63586	50125	52612	29392	15885	7154	132083	56621	42,25	43,9	13,85

Biovol-1 M, Biovol-2 M, Biovol-3 M: Biovoluminakklassen 1, 2, 3 der Ciliaten
Mittelwerte; μm^3 : Kubikmikrometer (μm^3); GCB: Gesamtciliatenbiomasse

Tabellenanhang G): Zusammenstellung der Datengrundlage der möglichen Generationszeit der Ciliaten bei Station 1

Station 1 Datum	Sedtemp. °C	Anzahl n	Biom. µgC	Bv 1 %	Bv 2 %	Bv 3 %	Fa 1 h	Fa 2 h	Fa 3 h	Bv 1 x Fa 1	Bv 2 x Fa 2	Bv 3 x Fa 3	Pop.GZ d
12-Feb-86	1,0	4	8,18E-05	0	0	100	1296	453,6	129,6	0,00	0,00	12960,00	5,40
10-Mar-86	0,0	4	5,10E-04	0	33,41	66,59	1920	672,0	192,0	0,00	22451,52	12785,28	14,68
13-May-86	8,0	5	7,02E-04	0	5,02	94,98	160	56,0	16,0	0,00	281,12	1519,68	0,75
21-May-86	6,0	4	7,04E-03	0	65,93	34,07	204	71,4	20,4	0,00	4707,40	695,03	2,25
29-May-86	10,0	8	1,43E-02	0	66,3	33,7	116	40,6	11,6	0,00	2691,78	390,92	1,28
26-Jun-86	11,5	9	1,42E-02	0	64,9	35,1	96	33,6	9,6	0,00	2180,64	336,96	1,05
02-Jul-86	14,5	8	5,18E-03	0	68,46	31,54	68	23,8	6,8	0,00	1629,35	214,47	0,77
05-Aug-86	14,5	9	1,56E-02	0	79,01	20,99	68	23,8	6,8	0,00	1880,44	142,73	0,84
14-Aug-86	15,0	9	1,36E-02	0	71,96	28,04	68	23,8	6,8	0,00	1712,65	190,67	0,79
23-Sep-86	11,0	9	6,97E-02	71,55	15,18	13,27	104	36,4	10,4	7441,20	552,55	138,01	3,39
07-Oct-86	10,0	9	5,34E-02	58,83	32,91	8,26	116	40,6	11,6	6824,28	1336,15	95,82	3,44
22-Oct-86	10,0	9	3,18E-02	31,09	54,79	14,12	116	40,6	11,6	3606,44	2224,47	163,79	2,50
05-Nov-86	8,0	9	2,13E-02	17,75	57,86	24,38	160	56,0	16,0	2840,00	3240,16	390,08	2,70
18-Nov-86	8,0	9	3,91E-02	49,15	43,02	7,83	160	56,0	16,0	7864,00	2409,12	125,28	4,33
03-Dec-86	8,0	9	6,46E-02	43,16	48,85	7,99	160	56,0	16,0	6905,60	2735,60	127,84	4,07
12-Dec-86	7,0	5	2,15E-02	17,54	64,8	17,66	176	61,6	17,6	3067,04	3991,68	310,82	3,08
17-Dec-86	6,0	6	2,23E-02	5,55	69,17	25,28	204	71,4	20,4	1132,20	4938,74	515,71	2,74
07-Jan-87	4,0	9	2,48E-02	11,68	76,28	12,04	420	147,0	42,0	4905,60	11213,16	505,68	6,93
27-Jan-87	-1,0	9	9,70E-03	21,32	56,15	22,54	2800	980,0	280,0	59696,00	55027,00	6311,20	50,43
10-Feb-87	-0,2	7	6,50E-03	14,51	61,65	23,83	1920	672,0	192,0	27859,20	41428,80	4575,36	30,78
25-Feb-87	-1,0	9	4,03E-03	7,27	70,42	22,31	2800	980,0	280,0	20356,00	69011,60	4246,80	39,84
19-Mar-87	-1,0	9	4,97E-03	15,83	67,24	16,93	2800	980,0	280,0	44324,00	65895,20	4740,40	47,90
01-Apr-87	0,0	9	2,04E-03	0	52,68	47,32	1920	672,0	192,0	0,00	35400,96	9085,44	18,64
14-Apr-87	1,0	9	1,56E-02	30,45	45,47	24,08	1296	453,6	129,6	39463,20	20625,19	3120,77	26,34
21-Apr-87	2,0	9	1,54E-02	8,57	85,83	5	928	324,8	92,8	7952,96	27877,58	464,00	15,12
24-Apr-87	3,0	9	2,18E-02	25,38	65,78	8,84	672	235,2	67,2	17055,36	15471,46	594,05	13,80
28-Apr-87	5,0	9	3,69E-02	30,35	59,68	9,97	344	71,4	20,4	10440,40	4261,15	203,39	6,21
12-May-87	8,0	9	1,86E-02	12,56	64,74	22,69	160	56,0	16,0	2009,60	3625,44	363,04	2,50
20-May-87	7,0	9	1,43E-02	30,81	41,5	27,7	176	61,6	17,6	5422,56	2556,40	487,52	3,53
27-May-87	9,0	9	1,70E-02	12,56	74,86	12,57	136	47,6	13,6	1708,16	3563,34	170,95	2,27
10-Jun-87	8,0	9	2,34E-02	32,26	51,81	15,94	160	56,0	16,0	5161,60	2901,36	255,04	3,47
24-Jun-87	10,0	9	1,79E-02	12,76	69,53	17,7	116	40,6	11,6	1480,16	2822,92	205,32	1,88
15-Jul-87	14,5	9	6,69E-03	0	56,45	43,55	68	23,8	6,8	0,00	1343,51	296,14	0,68
20-Aug-87	14,5	9	1,57E-02	33,64	43,85	22,51	68	23,8	6,8	2287,52	1043,63	153,07	1,45
07-Sep-87	14,0	9	4,37E-02	32,07	54,14	13,79	76	26,6	7,6	2437,32	1440,12	104,80	1,44
06-Oct-87	11,0	9	3,40E-02	17,74	70,55	11,71	104	36,4	10,4	1844,96	2568,02	121,78	1,89
16-Nov-87	8,0	9	1,80E-02	24,36	64,38	11,26	160	56,0	16,0	3897,60	3605,28	180,16	3,20
13-Jan-88	4,0	9	8,07E-03	33,87	50,99	15,14	420	147,0	42,0	14225,40	7495,53	635,88	9,32
02-Mar-88	2,0	9	7,29E-03	11,5	69,92	18,57	928	324,8	92,8	10672,00	22710,02	1723,30	14,63
29-Mar-88	3,0	9	5,60E-03	19,54	64,85	15,6	672	235,2	67,2	13130,88	15252,72	1048,32	12,26
06-Apr-88	4,0	9	1,12E-02	18,13	64,99	16,88	420	147,0	42,0	7614,60	9553,53	708,96	7,45
18-Apr-88	5,0	9	1,22E-02	18,97	58,78	22,25	344	120,4	34,4	6525,68	7077,11	765,40	5,99
02-May-88	7,0	9	9,45E-03	22,32	58,8	18,88	176	61,6	17,6	3928,32	3622,08	332,29	3,28
06-Jul-88	14,0	9	1,48E-02	15,86	72,88	11,26	76	26,6	7,6	1205,36	1938,61	85,58	1,35
04-Aug-88	13,0	9	2,08E-02	42,98	44,88	12,14	88	30,8	8,8	3782,24	1382,30	106,83	2,20
09-Sep-88	14,0	9	2,47E-02	34,53	56,04	9,43	76	26,6	7,6	2624,28	1490,66	71,67	1,74

Biom.: Biomasse der Ciliatengemeinschaft (Gesamtciliatenbiomasse, µg/g Tg)
 Bv-1, Bv-2, Bv-3: Anteil der Biovoluminaklassen 1,2,3 an der Gesamtciliatenbiomasse
 Fa-1, Fa-2, Fa-3: Faktor 1,2,3 der Generationszeit der jeweiligen Biovoluminaklasse
 Pop.GZ: Generationszeit der gesamten Ciliatengemeinschaft
 h, d: Stunden, Tage

Tabellenanhang H): Zusammenstellung der Datengrundlage der möglichen Generationszeit der Ciliaten bei Station 2

Station 2	Sedtemp.	Anzahl	Biom.	Bv 1	Bv 2	Bv 3	Fa 1	Fa 2	Fa 3	Bv 1 x Fa 1	Bv 2 x Fa 2	Bv 3 x Fa 3	Pop.GZ
Datum	°C		µgC	%	%	%	h	h	h				d
12-Feb-86	1,0	1	1,39E-04	0	0	100	1296	453,6	129,6	0,00	0,00	12960,00	5,40
10-Mar-86	0,0	6	4,40E-04	0	43,19	56,81	1920	672,0	192,0	0,00	29023,68	10907,52	16,64
13-May-86	6,0	5	1,38E-03	0	0	100	204	71,4	20,4	0,00	0,00	2040,00	0,85
21-May-86	6,0	4	1,06E-02	0	74,14	25,86	204	71,4	20,4	0,00	5293,60	527,54	2,43
29-May-86	7,0	8	1,92E-02	0	58,63	41,36	176	61,6	17,6	0,00	3611,61	727,94	1,81
26-Jun-86	11,5	9	1,17E-02	0	51,26	48,74	96	33,6	9,6	0,00	1722,34	467,90	0,91
02-Jul-86	12,5	8	6,59E-03	0	50,6	49,4	88	30,8	8,8	0,00	1558,48	434,72	0,83
05-Aug-86	15,0	9	2,49E-02	0	60,19	39,81	68	23,8	6,8	0,00	1432,52	270,71	0,71
14-Aug-86	15,0	9	1,86E-02	0	47,79	52,21	68	23,8	6,8	0,00	1137,40	355,03	0,62
23-Sep-86	11,0	9	6,51E-02	80,74	5,72	2,43	104	36,4	10,4	8396,96	208,21	25,27	3,60
07-Oct-86	11,0	9	6,27E-02	68,05	24,9	7,05	104	36,4	10,4	7077,20	906,36	73,32	3,36
22-Oct-86	11,0	9	3,41E-02	44,59	42,07	13,34	104	36,4	10,4	4637,36	1531,35	138,74	2,63
05-Nov-86	9,0	8	1,63E-02	17,59	61,9	20,51	136	47,6	13,6	2392,24	2946,44	278,94	2,34
18-Nov-86	8,0	9	3,62E-02	61,8	34,25	3,95	160	56,0	16,0	9888,00	1918,00	63,20	4,95
03-Dec-86	8,0	9	2,41E-02	45,15	37,51	17,34	160	56,0	16,0	7224,00	2100,56	277,44	4,00
12-Dec-86	7,0	6	5,42E-02	25,46	58,68	15,86	176	61,6	17,6	4480,96	3614,69	279,14	3,49
17-Dec-86	6,0	4	1,76E-02	13	77,84	9,16	204	71,4	20,4	2652,00	5557,78	186,86	3,50
07-Jan-87	3,0	7	4,54E-02	28,75	61,08	10,17	672	235,2	67,2	19320,00	14366,02	683,42	14,32
27-Jan-87	-1,0	9	7,15E-03	30,14	49,2	20,66	2800	980,0	280,0	84392,00	48216,00	5784,80	57,66
10-Feb-87	-0,2	9	1,05E-02	27,77	45,77	26,46	1920	672,0	192,0	53318,40	30757,44	5080,32	37,15
25-Feb-87	0,0	9	4,52E-03	14,19	62,22	23,59	1920	672,0	192,0	27244,80	41811,84	4529,28	30,66
19-Mar-87	-1,0	9	6,85E-03	44,61	28,31	27,08	2800	980,0	280,0	124908,00	27743,80	7582,40	66,76
01-Apr-87	0,5	9	2,84E-03	27,79	18,26	53,95	1296	672,0	129,6	36015,84	12270,72	6991,92	23,03
14-Apr-87	1,0	9	1,82E-02	52,61	19,31	28,08	1296	453,6	129,6	68182,56	8759,02	3639,17	33,58
21-Apr-87	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
24-Apr-87	2,0	9	4,33E-02	51,52	37,59	10,9	928	324,8	92,8	47810,56	12209,23	1011,52	25,43
28-Apr-87	3,0	9	1,48E-02	39,1	33,55	27,36	672	235,2	67,2	26275,20	7890,96	1838,59	15,00
12-May-87	6,0	9	2,06E-02	17,88	47,12	35,01	204	71,4	20,4	3647,52	3364,37	714,20	3,22
20-May-87	7,0	9	4,48E-02	19,54	56,62	23,85	176	61,6	17,6	3439,04	3487,79	419,76	3,06
27-May-87	5,0	9	4,27E-03	0	63,78	36,22	344	120,4	34,4	0,00	7679,11	1245,97	3,72
10-Jun-87	7,0	9	1,90E-02	35,49	38,89	25,61	176	61,6	17,6	6246,24	2395,62	450,74	3,79
24-Jun-87	9,0	9	1,17E-02	34,27	50,46	15,26	136	47,6	13,6	4660,72	2401,90	207,54	3,03
15-Jul-87	14,0	9	1,14E-02	26,33	45,33	28,34	76	26,6	7,6	2001,08	1205,78	215,38	1,43
20-Aug-87	14,0	9	1,17E-02	24,41	31,36	44,24	76	26,6	7,6	1855,16	834,18	336,22	1,26
07-Sep-87	14,0	9	1,18E-02	21,14	62,33	16,53	76	26,6	7,6	1606,64	1657,98	125,63	1,41
06-Oct-87	10,0	9	2,89E-02	40,71	43,51	15,79	116	40,6	11,6	4722,36	1766,51	183,16	2,78
16-Nov-87	9,0	9	1,26E-02	22,38	54,12	23,5	136	47,6	13,6	3043,68	2576,11	319,60	2,47
13-Jan-88	4,0	9	1,87E-02	39,49	46,51	13,99	420	147,0	42,0	16585,80	6836,97	587,58	10,00
02-Mar-88	2,0	9	3,89E-03	33,23	31,32	35,46	928	324,8	92,8	30837,44	10172,74	3290,69	18,46
29-Mar-88	3,0	9	2,12E-03	23,98	39,94	36,09	672	235,2	67,2	16114,56	9393,89	2425,25	11,64
06-Apr-88	3,0	9	2,09E-03	7,89	33,17	58,94	672	235,2	67,2	5302,08	7801,58	3960,77	7,11
18-Apr-88	5,0	9	2,40E-03	6	45,05	48,35	344	120,4	34,4	2064,00	5424,02	1663,24	3,81
02-May-88	6,0	9	3,25E-03	25,03	26,86	48,11	204	71,4	20,4	5106,12	1917,80	981,44	3,34
06-Jul-88	14,0	9	4,88E-03	24,15	35,29	40,56	76	26,6	7,6	1835,40	938,71	308,26	1,28
04-Aug-88	13,0	9	4,00E-03	7	63,25	28,93	88	30,8	8,8	616,00	1948,10	254,76	1,17
09-Sep-88	14,0	9	1,45E-02	42,25	43,9	13,85	76	26,6	7,6	3211,00	1167,74	105,26	1,87

Biom.: Biomasse der Ciliatengemeinschaft (Gesamtciliatenbiomasse, µg/g Tg)

Bv-1, Bv-2, Bv-3: Anteil der Biovoluminaklassen 1,2,3 an der Gesamtciliatenbiomasse

Fa-1, Fa-2, Fa-3: Faktor 1,2,3 der Generationszeit der jeweiligen Biovoluminaklasse

Pop.GZ: Generationszeit der gesamten Ciliatengemeinschaft

h, d: Stunden, Tage

Tabellenanhang I): Zusammenstellung des potentiell möglichen Zuwachses der Ciliatenbiomasse für Station 1 und 2

Datum	Station 1					Station 2				
	Biom.	Pop.GZ	Tagediff.	A	Pt	Pt/d	Biom. 2	Pop.GZ 2	Tagediff. 2	Pt 2
	µgC	d	d	µgC	µgC	µgC	µgC	d	d	µgC
12-Feb-86	8,18E-05	3,40	26	2,90E-04	7,14E-04	0,000033	1,30E-04	5,40	26	2,90E-04
10-Mar-86	5,10E-04	14,68	64	6,05E-04	2,88E-02	4,49E-03	4,40E-04	16,64	64	9,08E-04
13-Mar-86	7,02E-04	0,75	8	3,87E-03	4,18E-02	0,00520	1,30E-03	0,83	8	9,08E-04
21-Mar-86	7,04E-03	2,25	8	3,87E-03	4,18E-02	0,00520	1,30E-02	2,43	8	6,05E-03
29-Mar-86	1,43E-02	1,28	28	1,07E-02	7,89E-01	0,09863	1,92E-02	1,81	28	1,49E-02
26-Jun-86	1,42E-02	1,05	6	9,65E-03	1,54E-06	5,52E-04	1,17E-02	0,91	6	1,53E-02
02-Jul-86	5,18E-03	0,77	34	1,04E-02	2,15E-00	0,30627	6,59E-03	0,83	34	9,17E-03
08-Aug-86	1,56E-02	0,84	9	1,48E-02	1,44E-10	4,23E-08	2,49E-02	0,71	9	1,57E-02
14-Aug-86	1,30E-02	0,79	9	1,48E-02	3,80E-01	4,22E-06	1,80E-02	0,62	9	2,17E-02
23-Sep-86	6,97E-02	3,39	40	4,18E-02	1,49E-02	3,72E-01	6,51E-02	3,40	40	4,18E-02
07-Oct-86	5,34E-02	3,44	14	6,15E-02	9,72E-01	0,08940	6,27E-02	3,36	14	6,15E-02
22-Oct-86	3,18E-02	2,50	15	4,26E-02	2,69E-00	0,17956	3,41E-02	2,63	15	4,26E-02
08-Nov-86	2,13E-02	2,70	13	2,65E-02	7,24E-01	0,08569	1,63E-02	2,34	13	2,65E-02
18-Nov-86	3,91E-02	4,33	13	3,07E-02	2,11E-01	0,01627	3,62E-02	4,95	13	2,65E-02
03-Dec-86	6,46E-02	4,07	13	5,19E-02	6,15E-01	0,04102	2,41E-02	4,00	13	5,01E-02
12-Dec-86	2,15E-02	3,08	9	4,31E-02	2,84E-01	0,03150	5,42E-02	3,49	9	3,92E-02
17-Dec-86	2,23E-02	2,74	5	2,19E-02	5,55E-02	0,01110	1,76E-02	3,50	5	3,59E-02
07-Jan-87	2,48E-02	6,93	21	2,35E-02	1,69E-01	0,00804	4,58E-02	14,32	21	3,16E-02
27-Jan-87	9,70E-03	50,43	20	1,73E-02	5,46E-03	0,00027	7,15E-03	57,66	20	2,64E-02
10-Feb-87	6,50E-03	30,78	14	1,81E-03	3,00E-03	0,00021	1,05E-02	37,15	14	1,82E-03
22-Feb-87	4,03E-03	39,84	13	5,27E-03	1,57E-03	0,00010	4,52E-03	30,66	13	5,27E-03
19-Mar-87	2,97E-03	47,90	22	4,50E-03	1,99E-03	0,00008	6,85E-03	66,76	22	5,69E-03
01-Apr-87	2,04E-03	18,54	13	3,51E-03	2,19E-03	0,00017	2,84E-03	23,03	13	4,85E-03
14-Apr-87	1,50E-02	26,34	13	1,81E-03	3,60E-03	0,00028	1,82E-02	33,58	13	1,05E-02
21-Apr-87	1,54E-02	15,12	7	1,59E-02	5,88E-03	0,00084	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
24-Apr-87	1,18E-02	13,80	3	1,84E-02	3,03E-03	0,00101	4,33E-02	25,43	10	3,08E-02
28-Apr-87	3,69E-02	6,21	4	2,94E-02	1,63E-02	0,00414	1,48E-02	15,00	4	2,91E-02
12-May-87	1,80E-02	2,50	14	2,78E-02	1,32E-00	0,09428	2,06E-02	3,22	14	1,77E-02
20-May-87	1,43E-02	3,53	8	1,64E-02	6,27E-02	0,00084	4,48E-02	3,06	8	3,27E-02
27-May-87	7,00E-02	3,77	7	2,72E-02	1,18E-01	0,01480	4,27E-03	3,72	7	2,45E-02
10-Jun-87	2,34E-02	3,47	14	2,07E-02	3,12E-01	0,02232	1,90E-02	3,79	14	1,65E-02
24-Jun-87	7,99E-02	1,88	14	2,07E-02	3,60E-00	0,25734	1,77E-02	3,03	14	1,53E-02
15-Jul-87	6,69E-03	0,68	21	1,23E-02	2,21E-02	1,05E-06	1,14E-02	1,43	21	1,15E-02
20-Aug-87	1,57E-02	1,45	36	1,12E-02	3,24E-05	9,04E-03	1,17E-02	1,26	36	1,15E-02
07-Sep-87	4,37E-02	1,66	18	2,97E-02	5,47E-01	5,03E-05	1,18E-02	1,41	18	1,17E-02
05-Oct-87	3,40E-02	1,89	29	3,89E-02	1,62E-02	3,58E-01	2,89E-02	2,78	29	2,04E-02
16-Nov-87	1,80E-02	3,20	41	2,60E-02	1,82E-02	4,54E-01	1,26E-02	2,47	41	2,08E-02
15-Jan-88	8,07E-03	9,32	38	1,30E-02	9,62E-01	0,01459	1,87E-02	10,00	38	1,57E-02
02-Mar-88	7,37E-03	14,63	49	7,68E-03	7,05E-02	0,00144	3,89E-03	18,46	49	1,13E-02
29-Mar-88	5,60E-03	12,26	27	6,45E-03	2,32E-02	0,00063	2,12E-03	11,64	27	3,01E-03
05-Apr-88	1,12E-02	7,45	8	8,42E-03	9,31E-03	0,00116	2,09E-03	7,11	8	2,11E-03
18-Apr-88	2,77E-02	5,98	12	1,72E-02	3,53E-02	0,00947	2,40E-03	3,81	12	2,25E-03
02-May-88	9,63E-03	3,28	14	1,05E-02	1,98E-01	0,01417	3,25E-03	3,34	14	2,83E-03
06-Jun-88	1,48E-02	1,35	63	1,22E-02	4,24E-12	6,52E-10	4,80E-03	1,28	63	4,07E-03
04-Aug-88	2,08E-02	2,20	29	1,78E-02	1,68E-02	5,78E-14	4,00E-03	1,17	29	4,44E-03
05-Sep-88	2,47E-02	1,74	36	2,28E-02	3,71E-01	1,08E-03	1,45E-02	1,87	36	9,27E-03

Biom.: Ciliatenbiomasse Pop.GZ: Generationszeit der gesamten Ciliatengemeinschaft
Tagediff.: Differenz zwischen den Probennahmetagen A: Mittelwert der Biomasse von
zwei Probennahmetagen Pt: Potentiell möglicher Biomassezuwachs unter in situ
Bedingungen Pt/d: Potentiell möglicher Biomassezuwachs pro Tag

Tabellenanhang J): Zusammenstellung der prozentualen Anteile der einzelnen Bakterienlängenklassen an der Gesamtbakterienzahl sowie der zugehörigen Bakterienbiomasseklassen an der Gesamtbakterienbiomasse bei Station 1

Datum	BLK 1	BLK 2	BLK 3	BLK 4	BLK 5	BLK 6	BLK 7	BLK 8	BLK 9	BLK 10	BLK 11	BLK 12	BLK 13	BLK 14
	K 0,6	K 1,0	K 2,0	S 0,5/0,25	S 1/0,25	S 2/0,25	S 3/0,25	S 5/0,25	S 5-6/0,25	S 1/0,5	S 2/0,5	S 3/0,5	S 5-6/0,5	V 2-3/0,25
10.3.86	29,43	5,97	0,34	42,24	11,23	4,06	0,00	0,34	0,34	2,45	2,39	0,00	0,00	0,00
13.3.86	21,94	4,32	0,00	24,83	10,43	2,43	0,43	1,27	0,84	2,11	0,88	0,00	0,00	0,43
29.3.86	22,43	5,97	0,00	34,13	20,43	8,97	3,23	1,44	0,17	1,83	1,79	0,17	0,33	0,33
2.4.86	12,93	3,23	0,00	34,94	20,43	8,40	1,93	3,70	1,24	4,83	4,63	0,17	1,44	0,19
14.4.86	26,18	5,44	0,00	29,83	22,00	4,31	1,30	1,00	1,30	1,03	3,00	0,17	1,44	0,43
28.4.86	24,01	4,44	0,00	18,43	14,43	7,24	0,44	3,49	0,00	3,43	3,14	0,00	0,37	0,00
7.10.86	24,33	4,44	0,00	19,84	24,13	4,40	1,30	1,30	1,41	4,83	3,40	0,44	0,00	1,00
21.10.86	20,49	1,00	0,00	37,27	27,27	3,40	0,44	1,30	0,31	2,11	1,30	0,43	0,43	1,30
7.11.87	26,93	3,73	0,00	30,43	21,43	1,40	1,40	0,43	0,21	0,03	3,13	0,00	0,43	0,43
10.2.87	19,03	2,43	0,00	30,36	31,43	4,40	1,40	1,40	0,21	0,03	3,13	0,00	0,43	0,43
28.3.87	18,73	1,44	0,00	28,50	21,37	7,43	1,41	0,71	0,33	2,47	3,99	0,71	0,00	0,00
19.3.87	22,33	6,33	1,22	21,90	26,37	4,00	1,40	1,93	0,34	3,40	3,40	0,34	0,00	0,00
1.4.87	30,30	4,40	0,19	24,23	25,33	4,04	0,94	1,14	1,14	1,70	1,70	0,74	0,00	0,30
14.4.87	24,70	3,44	0,34	39,37	18,71	4,00	0,71	0,71	0,00	3,13	3,00	0,71	0,00	0,71
21.4.87	31,43	4,21	0,00	28,93	23,43	4,27	3,00	1,44	0,31	3,49	3,49	0,31	0,00	0,00
28.4.87	30,37	3,23	0,00	31,77	24,13	4,12	1,70	3,21	0,34	3,10	2,72	0,40	0,00	0,40
19.5.87	26,00	1,00	0,00	30,11	17,00	7,21	1,40	4,43	2,13	0,23	3,40	0,00	0,00	0,23
20.5.87	25,10	6,56	0,00	16,99	22,17	9,27	3,00	1,93	0,97	4,01	3,41	0,77	1,10	1,10
18.7.87	22,43	3,33	0,00	22,99	19,40	5,37	0,40	1,71	0,43	1,31	1,00	0,33	0,00	0,40

Datum	BLK 1	BLK 2	BLK 3	BLK 4	BLK 5	BLK 6	BLK 7	BLK 8	BLK 9	BLK 10	BLK 11	BLK 12	BLK 13	BLK 14
	0,006 g/cm	0,024 g/cm	4,19 g/cm	0,025 g/cm	0,049 g/cm	0,098 g/cm	0,147 g/cm	0,245 g/cm	> 0,39 g/cm	0,196 g/cm	0,393 g/cm	0,589 g/cm	0,982 g/cm	0,30 g/cm
10.3.86	19,26	31,05	9,93	10,43	6,44	3,93	0,00	0,43	0,71	5,11	9,23	0,00	0,00	3,00
13.3.86	19,34	29,37	0,00	10,43	6,94	3,33	0,44	4,19	4,43	5,97	4,40	0,00	0,00	3,17
29.3.86	15,48	32,54	0,00	9,40	10,40	6,09	3,40	4,33	0,07	3,72	6,13	1,00	3,39	1,31
2.4.86	3,37	11,43	23,94	3,40	4,43	3,40	3,40	3,00	3,07	4,90	8,30	2,57	4,97	0,33
14.4.86	16,21	27,39	0,00	7,09	10,23	5,00	1,44	2,11	6,13	3,44	11,80	1,71	4,31	2,23
28.4.86	13,73	19,19	27,00	7,11	6,54	5,70	0,40	0,40	0,00	4,44	6,77	0,00	2,12	0,00
7.10.86	7,33	23,18	41,19	3,27	5,43	3,97	0,84	1,41	2,80	4,34	4,63	1,40	0,00	1,87
21.10.86	13,08	7,87	23,16	9,01	12,00	3,24	1,32	3,94	1,17	4,71	4,72	3,44	3,90	4,44
7.11.87	18,51	20,62	10,31	7,03	12,00	8,20	3,17	3,41	2,80	1,93	6,70	0,00	3,43	1,87
10.2.87	10,37	10,32	23,03	4,42	12,73	3,93	1,97	4,54	0,00	3,20	5,26	3,44	3,20	3,81
28.3.87	10,34	41,81	0,00	6,44	11,90	4,00	1,74	1,43	1,13	4,03	12,77	3,40	0,00	0,00
19.3.87	8,31	16,79	30,33	3,30	7,23	3,40	1,40	2,44	0,27	4,35	10,80	0,43	1,43	4,00
1.4.87	18,73	27,43	7,43	3,70	1,40	5,94	1,90	2,44	4,13	3,13	4,27	4,10	0,00	1,33
14.4.87	17,53	14,66	10,00	10,44	9,83	5,05	1,14	1,90	2,01	6,27	12,10	4,44	0,00	3,94
21.4.87	10,12	17,61	24,49	5,13	8,20	4,90	3,22	3,41	0,97	4,97	9,76	0,44	0,00	2,23
28.4.87	17,06	13,22	12,17	4,43	10,10	5,12	3,13	3,49	3,13	1,93	9,13	3,43	0,00	2,21
7.10.87	20,41	9,77	0,00	10,34	9,23	8,83	3,20	12,10	9,70	1,32	12,22	0,00	0,00	3,34
20.5.87	12,33	25,59	0,00	3,10	8,45	4,74	4,21	3,71	1,12	6,74	13,81	3,30	5,44	3,27
18.7.87	19,66	22,50	0,00	14,11	12,41	4,93	1,33	3,44	2,31	3,99	5,57	1,43	0,00	4,13

BLK-1 bis BLK-14: Bakterienlängenkategorie 1 bis 14

K, S, V: Kokki, Stäbchen, Vibrionen

BBK-1 bis BBK-14: Bakterienbiomasseklassen 1 bis 14; μm : Kubikmikrometer (μm^3)

Tabellenanhang K): Zusammenstellung der prozentualen Anteile der für diskrete Bakterienlängen ermittelten Zellzahlen (obere Tabelle) sowie die prozentualen Anteile für die drei Biomassegruppen (untere Tabelle) bei Station 1

Datum	Bakterien 0,5 µm	Bakterien 1 µm	Bakterien 2-3 µm	Bakterien 3-5 µm	Bakterien > 6 µm
10.3.86	72,08	19,81	7,64	0,24	0,24
13.5.86	76,79	16,88	4,22	1,27	0,84
29.5.86	58,71	28,36	10,78	1,99	0,17
5.8.86	47,88	30,50	15,64	4,25	1,74
14.8.86	56,00	29,38	11,69	1,54	1,38
23.9.86	61,39	24,13	10,72	3,75	0,00
7.10.86	44,19	38,64	14,31	1,25	1,61
22.10.86	58,31	31,35	8,15	1,88	0,31
7.1.87	57,45	28,37	12,29	1,18	0,71
10.2.87	49,39	36,03	10,93	3,64	0,00
25.2.87	45,23	40,28	13,43	0,71	0,35
19.3.87	44,28	37,23	16,06	2,19	0,24
1.4.87	54,92	32,77	10,04	1,14	1,14
14.4.87	64,27	24,46	10,07	0,72	0,48
21.4.87	50,51	32,03	14,99	2,26	0,21
28.4.87	52,04	32,65	12,24	2,72	0,34
12.5.87	61,70	19,15	12,77	4,26	2,13
20.5.87	42,08	34,36	20,46	2,70	0,39
15.7.87	65,52	24,14	8,19	1,72	0,43

Datum	BBMG 1 ≤ 0,25 cµm	BBMG 2 0,39-0,98 cµm	BBMG 3 4,2 cµm
10.3.86	45,16	44,91	9,93
13.5.86	59,04	40,96	0,00
29.5.86	52,94	47,06	0,00
5.8.86	23,50	32,54	43,96
14.8.86	47,52	52,48	0,00
23.9.86	45,22	28,08	27,08
7.10.86	24,60	34,20	41,19
22.10.86	47,09	27,75	25,16
7.1.87	53,20	36,49	10,31
10.2.87	45,16	26,81	28,03
25.2.87	40,78	59,22	0,00
19.3.87	33,74	35,88	30,38
1.4.87	48,74	43,83	7,43
14.4.87	52,67	36,53	10,80
21.4.87	38,76	36,76	24,49
28.4.87	56,72	31,11	12,17
12.5.87	65,95	34,05	0,00
20.5.87	45,18	54,82	0,00
15.7.87	63,93	36,07	0,00

BBMG-1, BBMG-2, BBMG-3: Bakterienbiomassegruppe 1, 2, 3; cµm: Kubikmikrometer (µm³)